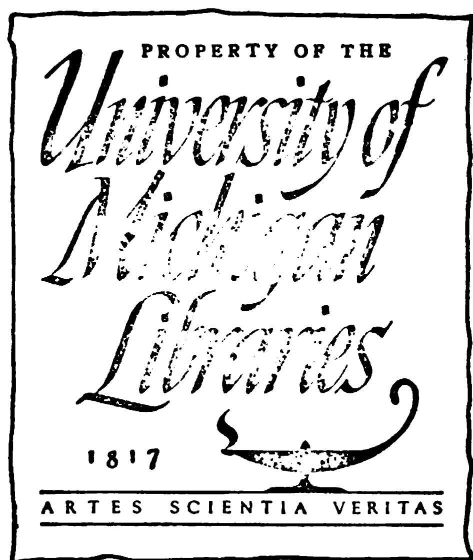

PROPERTY OF THE
University of Michigan Libraries
1817
ARTES SCIENTIA VERITAS

HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN UND EXPERIMENTELLEN

ENTWICKELUNGSLEHRE DER WIRBELTIERE

BEARBEITET VON

Prof. Dr. BARFURTH, Rostock, Prof. Dr. BRAUS, Heidelberg, Docent Dr. BÜHLER, Zürich, Prof. Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Prof. Dr. FELIX, Zürich, Prof. Dr. FLEMMING (†), Kiel, Prof. Dr. FRORIEP, Tübingen, Prof. Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Prof. Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Prof. Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Prof. Dr. RICHARD HERTWIG, München, Prof. Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Prof. Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Prof. Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFFER (†), München, Prof. Dr. MAURER, Jena, Prof. Dr. MOLLIER, München, Docent Dr. NEUMAYER, München, Prof. Dr. PETER, Greifswald, Docent Dr. H. POLL, Berlin, Prof. Dr. RÜCKERT, München, Prof. Dr. SCHAUINSLAND, Bremen, Prof. Dr. STRAHL, Gießen, Prof. Dr. WALDEYER, Berlin, Prof. Dr. ZIEHEN, Berlin

HERAUSGEGEBEN VON

DR. OSKAR HERTWIG

O. Ö. PROF., DIREKTOR D. ANATOM.-BIOLOG. INSTITUTS IN BERLIN

ERSTER BAND. ERSTER TEIL

MIT 919 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1906

Vorwort.

Seit der vor 26 Jahren erfolgten Herausgabe der „Treatise on comparative embryology“ des leider der Wissenschaft so früh entrissenen FRANCIS BALFOUR ist der Versuch, das Gesamtgebiet der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Tiere zusammenfassend darzustellen, nicht wieder unternommen worden. Allerdings haben E. KORSCHELT und K. HEIDER sich vereinigt, um gemeinsam ihr vortreffliches Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere in 3 Bänden herauszugeben, welches von 1890—1893 erschienen ist. Aber eine vergleichende Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere, welche in Anbetracht der zahlreichen, seit 1880 erschienenen, über alle Klassen der Wirbeltiere sich erstreckenden Abhandlungen ein besonders dringendes Bedürfnis gewesen wäre, blieb ungeschrieben. Denn auch die umfassenderen Lehrbücher der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere, welche in Deutschland, England, Frankreich und Amerika neu herausgegeben wurden, sind vorwiegend für das Studium des Studenten der Medizin und des praktischen Arztes berechnet, und wenn in einigen von ihnen die vergleichende Entwickelungsgeschichte als notwendig für die Darstellung vieler wissenschaftlicher Fragen mit berücksichtigt wurde, so ist es doch nirgendwo in einer auch nur einigermaßen erschöpfenden Weise geschehen, sondern immer nur insoweit, als es sich mit den auf einem anderen Gebiet liegenden Lehrzwecken vereinigen ließ.

Ein Handbuch der vergleichenden Entwickelungslehre der Wirbeltiere, welches einen treuen Spiegel vom Stande der gegenwärtigen entwickelungsgeschichtlichen Forschung mit ihren zahlreichen Problemen und noch ungelösten Streitfragen geben will, erfordert ein sehr eingehendes Studium der in einem Menschenalter entstandenen, umfangreichen Litteratur. Ein einzelner Forscher hätte zur Bewältigung dieser Aufgabe viele Jahre angestrengten Fleißes verwenden müssen. Daher haben sich, um die an der Wende des Jahrhunderts besonders wünschenswerte Herausgabe eines zusammenfassenden Handbuchs zu ermöglichen,

mehrere Fachgenossen, welche durch eigene Forschungen tiefere Einblicke in einzelne Gebiete der vergleichenden Entwickelungslehre gewonnen haben, zu gemeinsamer Arbeit vereinigt.

Bei der Verteilung des zu verarbeitenden Materials in einzelne Kapitel war von vornherein eine Entscheidung zwischen zwei Wegen zu treffen! Einmal konnte man als Einteilungsprinzip die verschiedenen Klassen der Wirbeltiere benutzen und ihre Entwickelungsgeschichte unter Wahrung einheitlicher vergleichender Gesichtspunkte für sich getrennt darstellen. In diesem Falle bestände das Handbuch in einer Sammlung von Monographieen des Amphioxus, der Cyclostomen, der Selachier, Teleostier, Ganoiden etc. bis zu den Säugetieren und dem Menschen herauf. In dieser Weise haben KORSCHELT und HEIDER in ihrem Lehrbuch die Entwickelungsgeschichte der Wirbellosen zusammengefaßt. Die große Verschiedenartigkeit der einzelnen Entwickelungstypen und das dadurch bedingte Zurücktreten allgemein durchgehender, vergleichender Gesichtspunkte lassen eine solche Form der Behandlung für die Wirbellosen zur Zeit auch als die mehr geeignete erscheinen. Dagegen ist für die Wirbeltiere die Sachlage doch eine grundverschiedene. Denn in den einzelnen Klassen des Wirbeltierstammes treten die gemeinsamen Grundzüge einer typischen Organisation überall deutlich hervor und gestatten eine auf wissenschaftlicher Basis durchgeführte Vergleichung. Daher ist es für ein Handbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere das richtigere und jedenfalls das wissenschaftlichere Prinzip, nicht die Klassen des Systems, sondern die einzelnen Stadien des Entwickelungsprozesses und die einzelnen Organsysteme der Einteilung zu Grunde zu legen. Denn nur auf diesem Wege kann eine erschöpfende Vergleichung in übersichtlicher und kurz zusammengefaßter Form gegeben werden.

So empfiehlt sich für das Handbuch dasselbe Einteilungsprinzip, welches sich auch in der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere bewährt hat, und welches von BALFOUR in seiner „Treatise on comparative embryology“ in dem die Wirbeltiere behandelnden Band befolgt worden ist.

Die Aufgabe des Handbuchs besteht vor allen Dingen darin, einen erschöpfenden, auf quellenmäßiger Darstellung beruhenden Ueberblick über das Gesamtgebiet der vergleichenden Entwickelungslehre zu geben. In ihm ist mit möglichster Vollständigkeit die ganze entwickelungsgeschichtliche Litteratur durchgearbeitet und es sind auf solcher Grundlage die als gesichert erscheinenden Ergebnisse, die noch strittigen Fragen und die leitenden und sich immer mehr ver-

feinernden Probleme der Forschung zusammengefaßt worden.

Auch haben in dem Handbuch die Ergebnisse der experimentellen Entwickelungslehre, welche im letzten Jahrzehnt eifriger gepflegt zu werden beginnt, entsprechend ihrer großen Bedeutung für das tiefere Verständnis vieler Entwickelungsprozesse, die gebührende Berücksichtigung gefunden.

Bei der Bearbeitung der in den einzelnen Kapiteln behandelten Themata ist jedem Mitarbeiter volle Freiheit der Darstellung gewahrt worden, so daß es wohl vorkommt, daß über allgemeine, noch strittige Fragen in verschiedenen Abschnitten des Lehrbuches auch entgegengesetzte Ansichten vertreten werden. Hierin möchte ein Nachteil kaum zu erblicken sein. Ein einseitiger Parteistandpunkt sollte in dem Handbuch nicht zum Ausdruck kommen.

Da das Verständnis des Textes durch die Beigabe guter Abbildungen sehr erleichtert wird, so ist auf die Herstellung der Bilder nach Originalzeichnungen oder Nachbildungen lehrreicher Figuren aus Monographieen und Abhandlungen besonderer Wert gelegt worden. Die Abbidungen erscheinen als schwarze oder mehrfarbige Figuren im Text; von der Beigabe von Tafeln ist dagegen abgesehen worden.

Nachdem jetzt die letzten Manuskripte in Druck gegeben sind, ergreife ich mit Freuden die Gelegenheit, sowohl den Herren Mitarbeitern, welche so viel zum Gelingen des Werkes beigetragen haben, als auch dem Herrn Verleger Dr. Gustav Fischer für das Entgegenkommen bei der oft schwierigen Drucklegung und für die glänzende Ausstattung mit einer außerordentlich reichen Zahl von Textfiguren, die zum großen Teil neu hergestellt werden mußten, meinen verbindlichen Dank auszusprechen.

Grunewald bei Berlin, Juni 1906.

Oscar Hertwig.

Inhaltsverzeichnis

zu Band I, Teil 1.

IV. Kapitel.

V. Kapitel.

HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN UND EXPERIMENTELLEN

ENTWICKELUNGSLEHRE DER WIRBELTIERE

BEARBEITET VON

Prof. Dr. BARFURTH, Rostock, Prof. Dr. BRAUS, Heidelberg, Docent Dr. BÜHLER, Zürich, Prof. Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Prof. Dr. FELIX, Zürich, Prof. Dr. FLEMMING (†), Kiel, Prof. Dr. FRORIEP, Tübingen, Prof. Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Prof. Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Prof. Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Prof. Dr. RICHARD HERTWIG, München, Prof. Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Prof. Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Prof. Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFFER (†), München, Prof. Dr. MAURER, Jena, Prof. Dr. MOLLIER, München, Docent Dr. NEUMAYER, München, Prof. Dr. PETER, Greifswald, Docent Dr. H. POLL, Berlin, Prof. Dr. RÜCKERT, München, Prof. Dr. SCHAUINSLAND, Bremen, Prof. Dr. STRAHL, Gießen, Prof. Dr. WALDEYER, Berlin, Prof. Dr. ZIEHEN, Berlin

HERAUSGEGEBEN VON

DR. OSKAR HERTWIG

O. Ö. PROF., DIREKTOR D. ANATOM.-BIOLOG. INSTITUTS IN BERLIN

ERSTER BAND. ERSTER TEIL. ERSTE HÄLFTE

MIT 244 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1906



Die Wissenschaft ist ewig in ihrem Quelle,
unermeßlich in ihrem Umfange, endlos in ihrer Aufgabe,
unerreichbar in ihrem Ziele

Baer: Blicke auf die Entwicklung der Wissenschaft.

Einleitung und allgemeine Litteraturübersicht.

Von

Professor **Oscar Hertwig.**

I. Die Entwickelungslehre im 16. bis 18. Jahrhundert.

Beim Studium entwickelungsgeschichtlicher Abhandlungen aus dem 16. bis 18. Jahrhundert sieht sich der Leser in eine fremde Welt naturwissenschaftlicher Auffassungen und Streitfragen versetzt. In Fragen, über welche sich jetzt jedermann leicht aus eigener Anschauung unterrichten kann und deren Erklärung seinem Denken keine Schwierigkeiten verursacht, sieht er die größten Forscher im Dunkel herumtappen; er sieht, wie sie sich bei mangelnder Erkenntnis des Thatsachenmateriales in den verschiedenartigsten Hypothesen verlieren, die uns jetzt abenteuerlich vorkommen und, losgelöst aus ihrem Zusammenhang, oft nicht zum Vorteil ihrer Urheber beurteilt werden. Wohl mancher wird auch nach der Lektüre eines alten Buches dasselbe mit dem befriedigenden Gefühle bei Seite legen, dem Goethe mit den Worten: „Wie wir's zuletzt so herrlich weit gebracht“ einen bezeichnenden Ausdruck gegeben hat. Wer indessen tiefer in den Werdegang der Wissenschaft einzudringen sucht, wird es nicht immer leicht finden, sich ein billiges Urteil über die wissenschaftliche Bedeutung der einzelnen Hypothesen und über das Verdienst der einzelnen Persönlichkeiten zu bilden, wenn uns Wahres und Falsches in ihren Untersuchungen, ihren Wahrnehmungen und Folgerungen oft wunderbar gemischt entgegentritt. Leicht wird bevorzugt, was zu Anschauungen des Kritikers am meisten Verwandtschaft darbietet, in ähnlicher Weise, wie zuweilen historische Schriftsteller ihren eigenen politischen Standpunkt zum Maßstab bei der Beurteilung von Geschichtsereignissen machen. Auch kann dies anstandslos geschehen bei einer Generation von Naturforschern, denen sich wissenschaftliche Probleme noch in reichlicher Fülle darbieten, weil das Interesse für die Historie ihrer Wissenschaft aus leicht zu erkennenden Gründen ein relativ geringes ist und hinter dem Interesse, selbst Hand an die Erforschung der Natur zu legen, zur Zeit noch sehr zurücktritt.

Wer von einem objektiveren Standpunkt aus die Wirksamkeit einzelner Naturforscher in früheren Jahrhunderten beurteilen will, wird versuchen müssen, sich ein Bild von dem Gesamtzustand der einzelnen wissenschaftlichen Perioden, von ihren Forschungsmitteln, von ihrem geistigen Zustand zu verschaffen, um so den richtigen Hintergrund für das Verständnis des Einzelnen zu gewinnen.

Wenn wir von diesem Gesichtspunkte aus unser Jahrhundert mit seinen drei Vorgängern vergleichen, so werden wir zu dem Ergebnis kommen, daß in diesen für ein systematisches und erfolgreich fortschreitendes Studium der Entwickelungslehre die Vorbedingungen noch so gut wie ganz fehlten. Denn einmal geboten die älteren Naturforscher noch nicht über die technischen Hilfsmittel und Untersuchungsmethoden, ohne welche erfolgreiche Untersuchungen auf entwickelungsgeschichtlichem Gebiete nicht möglich sind. Zweitens fehlten noch die wissenschaftlichen allgemeinen Begriffe über die feinere tierische Organisation, welche, erst auf Grund ausgedehnter und mühsamer Untersuchungen von mehreren Generationen von Naturforschern allmählich erworben, für das richtige Verständnis des Entwickelungsprozesses unentbehrlich sind.

Was den ersten Punkt, die Untersuchungstechnik, betrifft, so war dieselbe in einer Richtung allerdings schon hoch ausgebildet. Mit feinen Scheren, Messern und Nadeln verstanden die Anatomen früherer Jahrhunderte in der Organzergliederung Vortreffliches zu leisten. Auch die Technik der Injektion von Gefäßen mit gefärbten Flüssigkeiten oder erstarrenden Massen oder selbst mit Luft wurde schon von Einzelnen in meisterhafter Weise gehandhabt, wobei feine Kanülen oder in feine Spitzen ausgezogene Glasröhren benutzt wurden. Ein SWAMMERDAM muß ein wahrer Virtuos in der Anfertigung minutiöser Organzergliederungen gewesen sein; wahrscheinlich würde es ihm kein heute lebender Anatom in der Ausübung dieses Zweiges der Technik, sowie in beharrlicher, zur Erzielung gelungener Präparate unentbehrlicher Ausdauer und Geduld gleich thun. Allein hiermit ist bei entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen nur wenig zu erreichen. Zur Zeit, wo die einzelnen Keime schon eine solche Größe und Konsistenz besitzen, daß sie sich mit Scheren und Nadeln, eventuell mit Zuhilfenahme von Lupen, zerlegen lassen, besitzen sie schon alle einzelnen Organe in wesentlich derselben Weise wie das ausgebildete Geschöpf, so daß auf die Frage, wie entsteht das einzelne Organ, kein Licht mehr fällt; im Gegenteil leistet die Zergliederung eher der Annahme Vorschub, es seien bei den Embryonen schon alle Organe, wie bei den Erwachsenen, nur in viel kleinerem Maßstab und in zarterer Beschaffenheit vorhanden.

Auf noch früheren Stadien, denen jetzt das Interesse bei entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen fast ausschließlich zugewandt ist, sind die Keime so weich und so klein, daß mit der gewöhnlichen anatomischen Präparationstechnik keine besonderen Erfolge, auch bei dem größten Geschick und der größten Ausdauer zu gewinnen sind. Hier spielen sich aber gerade die Vorgänge ab, welche uns über das Wesen des ganzen Entwickelungsprozesses eigentlich erst aufklären. Um hier Fortschritte zu erzielen, mußte sich erst eine besondere mikroskopische Technik neben der anatomischen Zergliederungskunst ausbilden; man mußte lernen, sich chemischer Hilfsmittel zu bedienen, teils um die weichen Keime zu härten und zu konservieren, damit sie geeignet zum Schneiden und zum Zerzupfen werden, teils um in der weichen, durchscheinenden, organischen Substanz durch Gerinnung optische Unterschiede hervorzurufen und so verborgene Strukturen erst sichtbar zu machen. In letzterer Hinsicht wurde ein mächtiges Hilfsmittel die Färbetechnik. Die chemischen Methoden, um leistungsfähiger zu werden, mußten dann wieder mit besonderen, für mikro-

skopische Objekte geeigneten Methoden kombiniert werden. Die anatomische Zergliederung mit Messer und Schere mußte durch die Anfertigung dünner, durchsichtiger Schnittpräparate vermittelst des Rasiermessers oder mit Hilfe komplizierterer Schneideinstrumente (der Mikrotome) ersetzt werden. Auch war die Technik zu erfinden, so gewonnene mikroskopische Präparate als Sammlungsgegenstände aufzubewahren. Das alles aber sind zugleich mit der außerordentlichen Vervollkommnung der Mikroskope und anderer Hilfsinstrumente der Präzisionsmechanik im wesentlichen Errungenschaften unseres Jahrhunderts, durch welche die Entwickelungslehre erst eigentlich zu einer methodisch betriebenen Wissenschaft geworden ist.

Vereinzelten Versuchen in der bezeichneten Richtung begegnen wir freilich auch in früheren Jahrhunderten. In seiner Bibel der Natur berichtet uns Swammerdam, daß er sich „andere Kunstgriffe" ersonnen habe, als es ihm nicht gelang, die befruchteten Froscheier mit den gewöhnlichen Methoden „zu zerlegen". Er machte die Froscheier härter, indem er sie kochte; er legte sie auch in verschiedene Flüssigkeiten ein, teils in der Absicht, dadurch ihre gallertige Hülle aufzulösen, teils dem Eidotter mehr Festigkeit zu geben. In gleicher Absicht bediente sich Haller bei der Untersuchung der Entwickelung des Hühnchens starken Weingeistes. Ebenso berichtet uns Spallanzani, daß er an Fliegenpuppen (1786, p. 417), die im frischen Zustand nur aus einer schleimigen Substanz zu bestehen schienen, nachdem er sie gekocht hatte, deren Flügel, Rüssel und Kopf habe unterscheiden können. Und an einer anderen Stelle (p. 423) bemerkt er: „Gefärbte Aufgüsse thun den Naturforschern gute Dienste, einige Organe der Pflanzen dem Auge deutlich sichtbar zu machen", dadurch daß sie von ihnen die Farbe annehmen. „Herr Bonnet hat durch diese Erfindung die kleinen Gefäße, die in den Samenblättern befindlich sind und von dem Embryo ausgehen, entdeckt."

Größere Bedeutung haben aber damals solche vereinzelte Versuche für die Ausbildung einer rationellen embryologischen Untersuchungsmethode nicht gewonnen. Auch wurde das Zustandekommen einer solchen offenbar dadurch sehr erschwert, daß, während die anatomische Zergliederungstechnik im Interesse der ärztlichen Praxis gelehrt und vom Lehrer dem Schüler mitgeteilt wurde, embryologische Studien immer nur von sehr wenigen vereinzelten Forschern aus rein wissenschaftlichem Interesse und ausnahmsweise betrieben wurden. Daher war jeder Forscher auf diesem Gebiete zu jener Zeit ein Autodidakt, der erst auf eigenen Wegen sich die Erfahrungen seiner Vorgänger wieder mühsam erwerben mußte, ehe er Eigenes hinzuzufügen überhaupt beginnen konnte. Besser aber als durch Bücher werden gerade Untersuchungsmethoden und Kunstgriffe, wie jeder von uns aus eigener Erfahrung weiß, durch persönliche Anleitung verbreitet, wie denn unsere wissenschaftlichen Institute als Pflegestätten rationeller Methodik für die Erhaltung und Fortbildung wissenschaftlicher Arbeitsweise eine außerordentliche Rolle spielen.

Um zu zeigen, mit wie großen Schwierigkeiten die ganz auf sich angewiesenen, vereinzelten Forscher auf dem entwickelungsgeschichtlichen Gebiete früher zu kämpfen hatten, mögen zwei Beispiele dienen.

Caspar Friedrich Wolff, der doch ohne Frage ein ausgezeichneter Beobachter war, und der in der Untersuchung des Hühner-

eies eine ganze Reihe von Vorgängern, Malpighi, Fabricius ab Aquapendente, Harvey, Haller, gehabt hat, suchte, als er sich zuerst mit der Untersuchung bebrüteter Eier beschäftigte, den Embryo im Hagel des Eies (Chalazae) auf. „Noch jetzt hebe ich", bemerkt er in seinem berühmten Werk über die Bildung des Darmkanals, „zum Andenken eine sehr sorgfältige Zeichnung von einer Chalaze auf, worin ich die Rudimente des Embryo gefunden zu haben glaubte." „Es ist unbeschreiblich, wie leicht man, auch wenn man ein Oedip wäre, sich bei Untersuchung bebrüteter Eier irren kann, als wäre es unmöglich, Beobachtungen darüber anzustellen, ohne Irrtümer zu begehen" (1812, p. 87).

Der große Physiologe Haller, der ebenfalls schon viele Untersuchungen am Hühnerei angestellt hatte, konnte bei einer großen, mit Kuhlemann vorgenommenen Versuchsreihe, bei welcher 42 Schafe geopfert wurden (1775, Bd. VIII, p. 98), in den ersten 2 Wochen ihrer Trächtigkeit im Horn und in der Trompete der Gebärmutter trotz aller aufgewandten Mühe nichts anderes als einen weißen, zähen Schleim auffinden. Die Eier oder jungen Embryonen, nach denen er suchte, blieben ihm wegen ungeeigneter Untersuchungsweise verborgen. Daher eröffnet denn auch Haller in seinen Elementen der Physiologie den Abschnitt über die Zeugung mit den charakteristischen Sätzen: „Ich beginne ein höchst beschwerliches Werk und ich verspreche dem Leser nicht leicht einen Ausgang, welcher ihn befriedigen wird. Denn es versteckt die Natur die ersten Anfänge des neuen Menschen hinter dicken Finsternissen, und sie offenbart einige Tage nach der Empfängnis nichts von dem wirklichen Ei, welches diese Schöpferin brüten läßt, ja nicht einmal bei den vierfüßigen Tieren" (1775, Bd. VIII, p. 4).

Vielleicht noch wichtiger für die richtige Beurteilung der embryologischen Arbeit im 16.—18. Jahrhundert halte ich den zweiten oben erwähnten Punkt: den Mangel einiger allgemeiner wissenschaftlicher Begriffe, die für das Verständnis des Entwickelungsprozesses unentbehrlich sind. Ich meine vor allen Dingen die grundlegenden Vorstellungen, daß Pflanzen und Tiere sich aus organischen elementaren Lebenseinheiten aufbauen, daß diese sich durch Teilung fortpflanzen, und daß sie die verschiedenartigsten Elementarstrukturen aus sich hervorbringen können. Ohne diese Vorstellungen, welche erst durch die mikroskopischen Studien über den feineren Bau der Organismen, verbunden mit philosophischen Betrachtungen, allmählich in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts gewonnen wurden, war weder vom Ausgangspunkt und Anfang des Entwickelungsprozesses, noch vom Wachstum der organischen Teile ein wissenschaftliches Verständnis zu gewinnen. Daher sehen wir bei allen Forschern, von Malpighi und Swammerdam bis Haller und Casp. Fr. Wolff, die Frage, was ist der Keim der Organismen, die Klippe bilden, an welcher sie ohne Ausnahme Schiffbruch erlitten.

Wie die Beobachtung von allgemeinen Vorstellungen beherrscht wird, zeigt uns ein lehrreiches Beispiel. Mit Lupenvergrößerung läßt sich der Furchungsprozeß des Froscheies recht gut beobachten, und ohne Frage sind einzelne Stadien desselben auch in früheren Jahrhunderten schon mehrfach gesehen, aber nicht beachtet und zum Gegenstand wissenschaftlichen Nachdenkens gemacht worden, weil sich kein Berührungspunkt mit irgend einer Allgemeinvorstellung fand.

SWAMMERDAM (1752, p. 321) bildet das Stadium der Zweiteilung genau ab und beschreibt es auf Grund einer ganz vortrefflichen Beobachtung auch mit den Worten: „Ferner war das Fröschchen gleichsam in zwei Teile geteilt (Fig. 1) und das zwar vermittelst einer sehr merklichen Grube oder Zusammenfaltung." „Aber da ich nun das Ei (das durch Kochen gehärtet war) bei gedachter Furche voneinander trennte, so sah ich, daß sie auf der einen Seite des Frosches beinahe bis auf die Mitte seines Leibes ging; auf der anderen Seite war die Furche bei weitem nicht so tief, sondern nur ein wenig eingekerbt."

In dem Vorstellungskreis von SWAMMERDAM konnte die wichtige Beobachtung nur zu den wissenschaftlich wertlosen Sätzen Veranlassung geben: „Die Bemerkung der Furche oder Falte am Leibe des Frosches, die ich auch hernachmals an lebendigen Fröschen entdeckte, nachdem ich vorhin zufälligerweise darauf gekommen war, gab mir ein großes Licht, wie es mit dem schnellen Auswuchs und der Verlängerung des Frosches zugehe. Er reckt sich den vierten Tag nach seiner Geburt aus. Ich halte also dafür, daß aus dem einen Teile Kopf und Brust des ausgebrüteten Frosches und aus dem anderen Bauch und Schwanz hervorwachse."



Fig. 1. Froscheier, auf dem Stadium der Zweiteilung von SWAMMERDAM beschrieben.

Es fehlte ferner den alten Naturforschern das System vergleichend-anatomischer Vorstellungen, der Begriff von Analogie und Homologie, der Begriff verschiedener Typen der Organisation, der Begriff einer stufenweisen Ausbildung und einer Umbildung der einzelnen Organe und dergleichen mehr. Das alles sind ja erst geistige Errungenschaften, die wir dem Ende des 18. und dem Anfang unseres Jahrhunderts verdanken, Forschern, wie CUVIER, MECKEL, G. S. HILAIRE, OKEN, LAMARCK, welche die Ergebnisse ausgedehnter Zergliederungen der verschiedensten Tiere zu sichten und mit Ideen zu beleben verstanden.

Zwar verglichen die alten Naturforscher des 16.—18. Jahrhunderts die einzelnen Organismen in ihrem Bau und in ihrer Entwickelung untereinander, aber ohne jede Methode. Ihr Vergleichen muß daher noch als ein mehr oder minder unwissenschaftliches und planloses bezeichnet werden, so wenn die Entwickelung des Tieres mit der Entwickelung der Pflanze, die Entwickelung des Insektes mit derjenigen des Menschen, oder wenn Saftröhren der Pflanzen mit den Blutgefäßen der Tiere verglichen und für anatomisch gleichwertige Bildungen gehalten wurden.

SWAMMERDAM, die Entwickelung der Insekten zum Maßstab nehmend, zugleich auch von dem Grundsatz ausgehend, daß alle Werke Gottes in ihrer Fortpflanzung und in ihrem Wachstum auf einem einzigen Grund zu ruhen scheinen, findet eine Uebereinstimmung zwischen der Entwickelung der Pflanzen, der Insekten, der Frösche und des Menschen. Er läßt den Menschenkeim zuerst wie ein Würmchen in das Ei eingeschlossen sein, dann soll sich „das Menschenwürmchen häuten" und

schließlich noch eine Puppenperiode durchmachen. „Der Mensch kann also in der That“ — so liest man in der Bibel der Natur — „zu der Zeit, wenn er im Begriff ist, in die Welt zu kommen, und so wie die Insekten ansehnliche Teile ablegen und verlieren soll, eine Puppe genannt werden; denn er muß seine Nabelschnur, seinen Mutterkuchen, sein Chorion und Amnion im Stich lassen und verhäuten.“ Weil die Säugetierembryonen mit einem Amnion, Chorion und Nabelschnur versehen sind, wurde das Vorhandensein solcher Bildungen auch bei den Amphibienlarven vorausgesetzt. SPALLANZANI läßt das Froschei, wie vor ihm auch schon SWAMMERDAM, von einem Amnion eingeschlossen sein; er deutet offenbar als solches die Dotterhaut, wenn sie sich durch perivitelline Flüssigkeit vom Ei weiter abgehoben hat; ja sogar eine Nabelschnur beschreibt und bildet er von der Froschlarve ab, worunter wohl die Kiemenfäden gemeint sind; denn SPALLANZANI hebt als Merkwürdigkeit hervor, daß die Nabelschnur anstatt vom Bauch schon gleich am Kopf entspringe.

Daß die einzelnen Organe, wie das Nervensystem, das Skelett, die Sinnesorgane etc., während der Entwickelung aus einfacheren in kompliziertere Formen übergehen, also eine Stufenfolge verschiedener Zustände durchlaufen müssen, ist eine Vorstellung, die den alten Naturforschern noch durchaus fern lag. Daher fehlte es denn in allen Fällen, wo frühere Embryonalzustände einzelner Organe beobachtet wurden, an einem Verständnis für sie. Wenn Unterschiede zwischen den embryonalen und definitiven Verhältnissen besonders sinnenfällig hervortraten, suchte man sie anstatt „vergleichend-morphologisch“ in irgend einer anderen Weise zu deuten, wie durch ein zu verschiedenen Zeiten ungleiches Wachsthum der einzelnen Organe, durch Häutungsprozesse, vornehmlich aber durch eine Veränderung im Aggregatzustande, der auf frühen Stufen ein noch flüssiger sei und dann allmählich ein festerer werde. Das sind Ideengänge, die in verschiedener Form von SWAMMERDAM bis zu BONNET und HALLER immer wiederkehren. Während der Entwickelung müssen die Flüssigkeiten im Ei, wie sich SWAMMERDAM ausdrückt, „verrauchen“, oder es müssen die überflüssigen Feuchtigkeiten verzehrt werden, damit die Gliedmaßen mehr erhärten und die Hüllen durchbrechen können (1752, p. 18).

Bei Berücksichtigung der dargelegten Momente wird man es begreiflich finden, daß die specielle Entwickelungsgeschichte einzelner Organsysteme, welche in unserem Jahrhundert den Hauptgegenstand embryologischer Untersuchungen ausmacht, noch keine Pflege finden konnte. Man beschränkte sich fast stets auf die Zergliederung älterer Embryonen, bei denen die hauptsächlichsten Organe schon in ihren Umrissen angelegt sind; man richtete sein Augenmerk auf die äußeren Körperformen, namentlich auf die Beschaffenheit der Eihüllen, endlich auf biologische Verhältnisse. Besonders sind es die Insekten, die Amphibien, das Hühnchen und die Säugetiere, in deren Entwickelung man sich einzudringen bemühte.

Ueber die Insekten erschienen die epochemachenden Abhandlungen von SWAMMERDAM, MALPIGHI und RÉAUMUR. SWAMMERDAM (1752) teilt uns eine Fülle der feinsten Beobachtungen über die verschiedenen Ordnungen der Insekten mit (Laus, Libelle, Ameise, Schmetterling, Fliege) und giebt uns einen Ueberblick

über die Veränderungen, die sich bei den einzelnen Metamorphosen vollziehen. Seine Untersuchungen, durch welche er die Bewunderung seiner Zeitgenossen erregte, wurden zum Teil erst nach seinem Tode von seinem Landsmann BOERHAVE gesammelt und als Biblia naturae 1737 herausgegeben. Nicht minder berühmt ist die Abhandlung von MARCELLUS MALPIGHI über den Seidenspinner (De Bombyce), und die 1734—42 von RÉAUMUR (1734) in 6 Bänden herausgegebenen „Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des insectes".

Mit der Amphibienentwickelung beschäftigten sich SWAMMERDAM (Frosch), RÖSEL VON ROSENHOF (1758) und noch eingehender der Abt SPALLANZANI (Frosch, Laubfrosch, Erdkröte, Wassersalamander), der zugleich seine Beobachtungen durch eine Reihe wichtiger Experimente zu vertiefen wußte (1786).

Ein bevorzugtes Objekt für embryologische Forschungen wurde von Anfang an das Ei des Hühnchens, wahrscheinlich schon aus dem Grunde, weil das Beobachtungsmaterial so leicht und reichlich fast zu allen Jahreszeiten zu erhalten ist. Doch auch die Entwickelung der Säugetiere wurde an verschiedenen Arten (Kaninchen, Hund, Hirsch etc.) studiert, wobei allerdings am meisten nur die Eihäute beachtet wurden. An FABRICIUS AB AQUAPENDENTE (1687), der Professor in Pavia war und 2 Schriften „De formato foetu" (1600) und „De formatione foetus" (1604) veröffentlichte, schließt sich in England der berühmte HARVEY (1737) an mit seinen 1651 erschienenen „Exercitationes de generatione animalium", in Holland der Anatom REGNIER DE GRAAF (1677) mit seiner ausgezeichneten Abhandlung „De mulierum organis". Erheblich gefördert wurde die Kenntnis von der Entwickelung des Hühnchens durch MARCELLUS MALPIGHI (1687), welcher auch schon den Kunstgriff anwandte, die Keimscheibe zu umschneiden und vom Dotter abzuheben. Seine beiden Schriften „De formatione pulli in ovo" und „De ovo incubato" sind gleichzeitig auch mit Abbildungen ausgestattet, welche sich durch größere Genauigkeit in der Wiedergabe und durch bessere Ausführung auszeichnen. Einen weiteren Fortschritt bahnen die vielgenannten und gerühmten Untersuchungen HALLER's: „Sur la formation du cœur dans le poulet" (Lausanne 1758) an, in welchen die Umwandlung eines Organsystems, die Entstehung des gekammerten Herzens aus einem gekrümmten Schlauch zum ersten Mal genauer verfolgt wurde.

Alle seine Vorgänger aber übertrifft durch Schärfe der Beobachtungen und durch die Tragweite der aus ihnen gezogenen Schlüsse CASP. FRIEDR. WOLFF, auf dessen Abhandlung „De formatione intestinorum (1768—69) später noch genauer eingegangen werden wird.

Wie in der Entwickelung jeder Wissenschaft, so treten auch in der Entwickelung der Embryologie einzelne Errungenschaften durch ihre weittragende Bedeutung gewissermaßen wie Meilensteine der Erkenntnis besonders hervor. Als solche betrachte ich 1) die in dem Satze „Omne vivum ex ovo" ausgesprochene Erkenntnis, 2) die Entdeckung der Samenfäden, 3) die Einblicke in den Befruchtungsprozeß durch Vornahme von Experimenten, 4) die Entdeckung der Parthenogenese und 5. der Regeneration.

Um den Fortschritt zu verstehen, der durch den Satz „Omne vivum ex ovo" ausgedrückt wird, muß man sich vergegenwärtigen, daß nicht nur in Laienkreisen, sondern auch unter Aerzten und Naturforschern

Jahrhunderte lang die Meinung herrschend war, es könnten mancherlei Tiere, wie z. B. Insekten, direkt aus faulenden Substanzen, durch eine Art Gärung, ihren Ursprung nehmen. Von den Eingeweidewürmern zumal ist es sogar noch am Anfang unseres Jahrhunderts hier und da angenommen worden. Es ist das große Verdienst des Italieners REDI (1668), zuerst die Unhaltbarkeit einer solchen Generatio aequivoca dargethan zu haben. Seine in Briefform 1668 herausgegebene Schrift: „Esperience intorno alla generazione delle insetti“, welche 1671 auch in lateinischer Sprache erschien, hat einen großen Einfluß auf die Anschauungen seiner Zeit ausgeübt. Durch vielfach variierte Experimente wies REDI nach, daß sich keine Würmer an Fleischstücken, welche in sorgfältig zugeschlossenen Gläsern aufgehoben werden, bilden können; er verfolgte, wie die Würmer aus Eiern entstehen, welche von verschiedenen Fliegenarten auf das Fleisch als einen günstigen Nährboden abgelegt werden, wie die Würmer vom Fleisch sich ernähren und sich zuletzt in Puppen verwandeln, aus welchen dann wieder die betreffende Fliegenart hervorkriecht. Die Versuche REDI's wurden alsbald noch erweitert durch die schönen Beobachtungen von MALPIGHI und SWAMMERDAM, daß auch die Insekten, welche in den Gallen der Pflanzen ihren Ursprung nehmen, aus Eiern auskriechen, welche von Insekten, wie den Gallwespen, im Pflanzengewebe abgelegt werden. Zu noch allgemeinerer Geltung wurde diese Ansicht durch HARVEY (1737) gebracht, welcher in seiner schon genannten Abhandlung über die Erzeugung der Tiere zu beweisen suchte: „ovum esse primordium commune omnibus animalibus“, ein Satz, welcher in dem Schlagwort: „omne vivum ex ovo“ von epochemachender Bedeutung geworden ist. „Nos autem asserimus“, heißt es gleich auf der zweiten Seite von HARVEY's Schrift, „omnia omnino animalia, etiam vivipara, atque hominem adeo ipsum ex ovo progigni, primosque eorum conceptus, e quibus foetus fiant, ova quaedam esse.“

Freilich hat HARVEY, wie seiner Zeit alle Physiologen, nicht angeben können, wie das Ei der Säugetiere und des Menschen vor der Befruchtung und in den ersten Wochen nach ihr aussieht und wo es im weiblichen Körper seinen Ursprung nimmt. Von den alten Anatomen wurden die Eierstöcke für männliche Hoden (testes muliebres) gehalten, welche einen Saft abscheiden sollten. Den Weg zu einer richtigeren Auffassung haben erst HORNE, STENSON und besonders REGNIER DE GRAAF (1677) angebahnt. Sie lenkten die Aufmerksamkeit auf die in der Rinde des Eierstocks liegenden Bläschen, deren flüssiger Inhalt beim Kochen zu einer weißen, festen Masse gerinnt; sie erklärten sie für die wirklichen Eier; STENSON führte daher auch für die testes muliebres den Namen Ovarium ein. Das Hauptverdienst aber in der Frage kommt REGNIER DE GRAAF zu, welchem zu Ehren die Eifollikel der Säugetiere denn auch mit Recht den Namen der GRAAF'schen Bläschen erhalten haben.

Durch eine Reihe sehr sorgfältiger Beobachtungen, die an Kaninchen angestellt wurden, weist REGNIER DE GRAAF nach, daß einige Stunden und Tage nach der Begattung an den Eierstöcken Veränderungen eintreten, indem eine Anzahl Bläschen geplatzt sind und durch eine kleine Oeffnung, in welche er mit einer Schweinsborste eindringen konnte, ihren Inhalt entleert haben. 72 Stunden nach der Befruchtung gelang es ihm auch in den Hörnern der Gebärmutter eine

Anzahl Eier aufzufinden, welche Bläschen waren und eine Flüssigkeit enthielten, die beim Kochen wie Eiweiß gerann. Da sie somit nach ihrer Beschaffenheit den Follikeln im Ovarium ähnlich waren, schloß er auf die Einatur der letzteren. Als wichtigen Beweis hierfür machte er auch die Beobachtung geltend, daß bei den getöteten Kaninchen die in den Uterushörnern aufgefundenen Eier mit der Anzahl der entleerten Follikel des Ovarium übereinstimmten. Zwar ließ sich hiergegen die auffällige Erscheinung geltend machen, daß die reifen Follikel im Ovarium etwa 10mal größer waren als die entleerten und in der Gebärmutter erst nach 72 Stunden wieder aufgefundenen Eier. Doch sucht R. DE GRAAF diesen Widerspruch durch die Annahme abzuschwächen, daß von der Hülle der Follikel außer dem Ei noch eine zweite Substanz eingeschlossen werde, welche die Grundlage für den sich in der Folge entwickelnden gelben Körper bilde. Ferner stellte DE GRAAF fest, daß vom 5. Tage an die Eier in der Gebärmutter sehr rasch größer werden, daß sie vom 8. Tag an sich von der Uteruswand nicht mehr, ohne zu zerreißen, ablösen lassen, daß am 10. Tage zuerst eine schleimige Partie, einem „Würmlein ähnlich“, im Inhalt der Eiblase wahrzunehmen ist. „Es sei zu verwundern“, bemerkt er, „wie viele Flüssigkeit die Eier in so kurzer Zeit einsaugen.“

Die GRAAF'schen Entdeckungen wurden zwar von den meisten Anatomen seiner Zeit angenommen, stießen aber auch von einigen Seiten auf Widerspruch, da zwei Lücken in den Beobachtungen bestanden, erstens hinsichtlich der verschiedenen Größe der Bläschen im Eierstock und in den Uterushörnern, und zweitens hinsichtlich des Verbleibes der Eier in den ersten 3 Tagen nach der Befruchtung, wo sie weder in dem geplatzten Follikel, noch in den Eileitern aufgefunden werden konnten. Daher konnte neben der Lehre von STENSON und GRAAF sich noch längere Zeit eine zweite, zuerst von M. MALPIGHI ausgesprochene Ansicht behaupten, welche mit Energie von VALISNERI (1739) verfochten wurde. Nach ihr sind die gelben Körper die Orte, in welchen die Eier verborgen sind, und die mit Flüssigkeit gefüllten Bläschen des Ovarium sind nur Drüsen, welche mit ihrem Safte zur Ernährung des drüsigen Körpers dienen. In letzterem nahm man auf Durchschnitten eine kleine Höhle wahr, die sich nach außen durch einen feinen Gang öffnete. „In diesem Kelch“, bemerkt VALISNERI (p. 374), „ist das ganze Kunstwerk der Zeugung enthalten; denn es steckt in demselben, wie das ganze Geheimnis der zukünftigen Pflanze in einem Samenkorn, aber so klein und zart, daß die Augen und Hände eher ermüden, ehe man es findet.“ Zwar hat VALISNERI das Ei selbst nicht auffinden, auch seinen Uebertritt in den Eileiter nicht wahrnehmen können, aber gleichwohl fügt er hinzu: „Ich wollte schwören, daß es gewiß so sei, als wenn ich es wirklich gesehen hätte“ (p. 378).

So blieb in der Lehre vom Ei der Säugetiere noch mehr als ein dunkler Punkt. Aufgeklärt wurde der wahre Sachverhalt auch erst in unserem Jahrhundert, als CARL ERNST V. BAER (1827) nachwies, daß nicht das GRAAF'sche Bläschen selbst das Säugetierei ist, sondern eine außerordentlich viel kleinere Zelle, welche in dem Follikelepithel seiner Wand eingebettet ist.

Neben der Erkenntnis von der Bedeutung des Eies ist das zweite große Ereignis die Entdeckung der Samenfäden oder der Samenwürmchen, wie sie häufig genannt wurden.

Sie geschah im Jahre 1677 durch den Holländer ANT. VAN LEEUWENHOEK. Dieser war durch den Studenten HAM auf kleine, bewegliche Körperchen in der Samenflüssigkeit eines an Gonorrhöe leidenden Mannes, die er mit der Lupe untersucht hatte, aufmerksam gemacht worden. Er verfolgte die Sache weiter, fand die Samenwürmchen bald auch im Samen eines Hundes und eines Kaninchens und teilte seine Beobachtungen der Akademie in London in einem von Abbildungen begleiteten Schreiben mit. In den nächsten Jahren gelang ihm auch der Nachweis bei vielen anderen Tieren, wie Vögeln, Fischen, Fröschen, Insekten. Er stellte Berechnungen über die außerordentliche Kleinheit und Zahl der Samentierchen an und schätzte, daß sich ihrer in einer Samenmenge vom Hahn, die etwa die Größe eines Sandkorns hat, fünfzigtausend vorfinden, und daß in der gesamten Milchmenge eines Stockfisches so viele Tierlein seien, daß ihre Anzahl mehr als dreißigmal die Anzahl aller auf der Erde lebenden Menschen übersteige. Auch entdeckte er schon, daß in der Geschlechtsdrüse der Muscheln Eier und Samentierchen gleichzeitig nebeneinander vorkommen.

LEEUWENHOEK's Beobachtungen, die naturgemäß das größte Aufsehen erregten, wurden leicht bestätigt; über ihre Bedeutung aber entstand zwischen den Anatomen ein mehr als 100 Jahre nicht zu schlichtender Streit. Während der Entdecker selbst die später noch ausführlicher zu besprechende Hypothese aufstellte, daß die Samenfäden die präformierten Keime der Tiere seien, erklärten andere Forscher sie für kleinste parasitische Geschöpfe, welche die Samenflüssigkeit, Infusorien vergleichbar, bevölkern. Man wies dabei auf das Vorkommen von kleinsten Lebewesen auch in anderen tierischen Säften hin, auf die Infusorien im Schleim der weiblichen Vagina oder im Mastdarme des Frosches. VALISNERI wollte sogar ihren Nutzen darin erblicken, daß sie durch ihre Bewegungen das Gerinnen der Samenflüssigkeit verhindern. Noch in JOH. MÜLLER's Physiologie heißt es: „Ob die Samentierchen parasitische Tiere oder belebte Urteilchen des Tieres, in welchem sie vorkommen, sind, läßt sich für jetzt noch nicht mit Sicherheit beantworten.“

Zur Entscheidung dieses Streites trugen auch die Experimente nicht bei, welche von dem Abt SPALLANZANI über den Befruchtungsprozeß angestellt worden sind, und welche zu den an dritter Stelle aufgeführten wichtigen Leistungen gehören, zu deren Besprechung ich jetzt übergehe.

Nachdem schon MALPIGHI ohne Erfolg den Versuch gemacht hatte, aus dem Ovarium genommene Eier des Seidenspinners mit dem Samen des Männchens zu befruchten und so willkürlich zur Entwickelung anzuregen, hat SPALLANZANI, durch seinen Freund BONNET angeregt, die künstliche Befruchtung 1780 erfolgreich als embryologische Methode ausgebildet (1786, Bd. I, p. 138). Sie gelang ihm bei mehreren Amphibien (Erdkröte, Wassersalamander, Laub- und Wasserfrosch). Er entnahm die Eier dem vom Männchen getrennten, in Paarung begriffenen Weibchen, bestrich sie mit dem Samen, der aus den Samenblasen des Männchens entleert wurde, und brachte sie darauf in ein Gefäß mit Wasser. Er beobachtete an einem Teil der so künstlich befruchteten Eier das Ausschlüpfen der Kaulquappen, während in Kontrollversuchen andere Eier, die nicht mit Samen befruchtet worden waren, in derselben Zeit unentwickelt geblieben waren. Auch beim Seidenspinner konnten nach einigen mißglückten Vor-

versuchen reife Eier künstlich von ihm befruchtet und kleine Räupchen gezüchtet werden. Durch den Erfolg ermutigt, versuchte SPALLANZANI seine Methode auch bei Tieren, die ihre Jungen lebendig gebären, zur Anwendung zu bringen. Er hielt eine Hündin mehrere Wochen in einem Zimmer streng eingeschlossen, und als er Anzeichen der Brunst bei ihr wahrnahm, spritzte er ihr 19 Gran Samen eines Hundes durch den inneren Muttermund in die Gebärmutter ein; sie wurde noch einige Wochen weiter in Haft gehalten, bis sich die Trächtigkeit genau feststellen ließ; 62 Tage nach der künstlichen Befruchtung warf sie 3 Junge.

SPALLANZANI bemühte sich auch, durch Vermischung von Samen und Eiern verschiedener Amphibienarten Bastarde zu züchten, doch ohne Erfolg (l. c. p. 340). Dagegen bewies er durch zahlreiche, vielfach variierte Experimente, daß das befruchtende Prinzip im Samen nicht die allgemein angenommene Aura seminalis, sondern seine festen Teile seien (l. c. p. 226). Denn ein sehr kleines Tröpfchen eines mit Wasser sehr stark verdünnten Samens befruchtete noch ein damit betupftes Ei; ferner verliert beim Filtrieren durch mehrfach zusammengelegtes Löschpapier besamtes Wasser seine befruchtende Kraft, während der Filterrückstand, in Wasser ausgepreßt, auf die Eier noch einwirkt (l. c. p. 342).

Noch tiefer als SPALLANZANI ist auf botanischem Gebiet KOELREUTER (1761) durch sinnreiche Experimente in das Wesen des Befruchtungsprozesses eingedrungen in seinen 1761—66 erschienenen Untersuchungen: „Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen". Indem er auf künstlichem Wege durch Uebertragung des Pollens die Bestäubung bei zahlreichen Blütenpflanzen vornahm, kam er auch auf den Gedanken, Bastarde auf diese Weise herzustellen und ihre Eigenschaften zu studieren; er bearbeitete diese Frage mit so bewunderungswürdiger Ausdauer und Einsicht, daß nach dem Urteil von SACHS (1875, p. 440) die von ihm vorgenommenen Bastardierungen „auch jetzt noch zu den besten und lehrreichsten zählen, obwohl seitdem Tausende derartiger Experimente gemacht worden sind". Hierbei wurde er zugleich auch auf die Bedeutung der Insekten bei der Bestäubung der Blütenpflanzen aufmerksam.

Eine weitere wichtige Errungenschaft des 18. Jahrhunderts auf dem Gebiete der Zeugungslehre ist die Entdeckung der Parthenogenese und des mit ihr verbundenen Generationswechsels bei den Blattläusen.

Der Genfer Philosoph und Naturforscher CHARLES BONNET (1762) isolierte eine Blattlaus sofort nach ihrer Geburt auf das sorgfältigste und stellte fest, daß sie, ohne je mit einem Männchen in Berührung gekommen zu sein, trotzdem öfters hintereinander lebendige Junge zur Welt brachte; er trieb hierbei die Genauigkeit soweit, daß er Tages- und Stundenziffer über die Niederkünfte der Einsiedlerin anfertigte. Da auf seine briefliche Mitteilung an RÉAUMUR die Pariser Akademie noch gewisse Bedenken äußerte gegen „eine Entdeckung, welche einem allgemeinen und durch alle bisherigen Erfahrungen einmütig bestätigten Gesetz geradezu entgegen wäre", wiederholte BONNET seine Experimente, und um dem Einwand zu begegnen, daß eine früher stattgehabte Begattung noch auf mehrere spätere Geschlechter nachwirken könne, züchtete er Blattläuse als Einsiedler unter allen

Kautelen bis zum 10. Geschlecht. Denn „es wäre“, so bemerkt er hierzu, „doch ein kaum zu begreifendes Wunder, daß Urenkel von ihrem Urgroßältervater oder nur von ihrem Urgroßvater befruchtet sein sollten“. Bei diesen mühsamen Untersuchungen entdeckte BONNET gleichzeitig auch den Generationswechsel der Blattläuse; er wies nach, daß, während die Weibchen in der warmen Jahreszeit, ohne befruchtet zu werden, oftmals hintereinander lebendige Junge gebären, sie bei Beginn der kälteren Jahreszeit „Wintereier“ legen, aus denen erst im Frühjahr Junge auskriechen; auch stellte er außerdem noch fest, daß die Wintereier befruchtet werden, indem im Herbst kleinere Blattlausmännchen auftreten, von welchen die Weibchen vor dem Eierlegen begattet werden (1775, Bd. II, p. 121).

Fünftens endlich ist als eine der bemerkenswerten Leistungen des 18. Jahrhunderts noch die Begründung der Lehre von der Regeneration zu nennen. Um sie haben sich besonders RÉAUMUR, TREMBLEY und BONNET in ausgezeichneten Experimentaluntersuchungen verdient gemacht. 1712 berichtet RÉAUMUR (1712, p. 235), daß vom Krebs abgeschnittene Beine und Scheren nach einiger Zeit wieder wachsen, und daß diese Neuerzeugung sich immer wiederhole, so oft man das regenerierte Bein abermals durch einen Scherenschnitt entferne. Er knüpft hieran theoretische Betrachtungen, die, obwohl auf dem Boden der Evolutionstheorie stehend, doch, wenn man in ihnen das Wort Keim oder Anlage setzt, Aeußerungen ähnlich sind, wie sie auch in unserer Zeit gethan worden sind.

Noch größeres Aufsehen erregten die 1744 veröffentlichten vortrefflichen Untersuchungen von TREMBLEY über die Naturgeschichte der Süßwasserpolypen. Die hier in reicher Fülle mitgeteilten, nach allen Richtungen ausgeführten Experimente sind so genau und erschöpfend, daß sie nur in wenigen Punkten von den zahlreichen Forschern, die später das gleiche Thema behandelt haben, erweitert oder berichtigt worden sind. Hier wurde zum ersten Male an einem niederen Tiere das wunderbare Vermögen nachgewiesen, jeden in Verlust gekommenen Körperteil in genau entsprechender zweckmäßiger Weise wieder herzustellen. Wie das Kopfende nach Entfernung desselben mit allen Tentakeln vom Fußende wiederum erzeugt wird, so auch umgekehrt. Wenn beide Enden abgetrennt werden, so regeneriert das allein zurückgebliebene Mittelstück an den entsprechenden Wundflächen einen neuen Kopf und neuen Fuß. Beide Hälften eines der Länge nach halbierten Polypen werden bald durch Ergänzung des Fehlenden zu 2 neuen vollständigen Tieren; ja sogar kleine Stückchen eines vielfach zerteilten Polypen können ein jedes wieder nach einiger Zeit ein Ganzes herstellen.

BONNET hat nicht nur die Experimente an Hydra bestätigt, sondern sie auch auf noch höher organisierte Tiere, wie Regenwürmer, ausgedehnt, bei denen er ebenfalls feststellen konnte, daß ein abgeschnittenes Schwanz- oder Kopfende nach längerer Zeit, besonders in dem letzteren Falle, wieder ergänzt wird. Eine noch lebhaftere Regeneration fand er bei einigen, nicht näher bestimmten Arten kleiner Süßwasserwürmer, unter denen ein in reinem Wasser gezüchtetes Exemplar in einem Experiment 12mal den Kopf erneuerte, nachdem derselbe immer wieder von neuem weggeschnitten worden war.

Um das Bild von den wissenschaftlichen Leistungen des 16. bis 18. Jahrhunderts auf dem Gebiete der Entwickelungslehre abzuschließen, muß jetzt noch auf eine große Streitfrage näher eingegangen werden, welche die Naturforscher bei ihren entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen auf das lebhafteste beschäftigt hat, ich meine die Frage: was ist das Wesen des organischen Entwickelungsprozesses, wodurch wird es möglich, daß aus einer winzigen Substanzmenge, aus einem Pflanzensamen, aus einem tierischen Ei oder aus einem Samenfaden wieder ein hoch zusammengesetzter Organismus genau der gleichen Art entsteht? was ist der Keim von Anfang an und wie bildet er sich zum ausgewachsenen Geschöpf um? wie ist das Wunder zu erklären, daß an der Wundstelle die organische Substanz die Fähigkeit besitzt, Verlorenes in zweckmäßiger Weise wieder herzustellen?

Solche Fragen bildeten einen Gordischen Knoten, welchen die alten Naturforscher auch bei Anwendung des größten Scharfsinns nicht zu lösen vermochten, weil hierzu, wie schon früher (p. 2) hervorgehoben wurde, die Vorbedingungen noch vollständig fehlten. Für die gegenwärtige Generation aber, wenn sie vorurteilslos das Werden wissenschaftlicher Erkenntnis zu verfolgen sucht, ist es lehrreich, zu studieren, wie große Naturforscher und Philosophen, ein Swammerdam, Malpighi, Harvey, Leeuwenhoek, Leibniz, Spallanzani, Haller, Bonnet, Buffon, C. Fr. Wolff, Oken, Blumenbach und noch manche andere aus einem ganz unzureichenden Thatsachenmaterial sich ihre Theorieen aufzubauen suchten, welche ihnen die Erscheinungen der Zeugung und Entwickelung begreiflich machen sollten. Die einander widersprechenden Theorieen lassen sich in zwei Hauptgruppen anordnen, 1) in die Theorieen der Präformation oder Evolution, und 2) in die Theorieen der Epigenesis.

I. Die Theorieen der Präformation oder Evolution

beherrschten das 17. und 18. Jahrhundert. Swammerdam und Malpighi, Leeuwenhoek, Spallanzani und Valisneri, Bonnet, Réaumur und Haller, desgleichen die Philosophen Malesbranche und Leibniz sind überzeugte Evolutionisten. Durch strenge Beobachtung der Naturerscheinungen und durch logische Schlüsse glaubten sie notgedrungen zu der Annahme gezwungen zu werden, daß im Ei oder im Samenfaden, als dieser später entdeckt wurde, das spätere ausgewachsene Geschöpf gewissermaßen schon als eine Art von unendlich kleinem Miniaturbild angelegt und dabei in Hüllen eingeschlossen sei, die es allmählich durchbreche und abwerfe. Das Werden eines Geschöpfes erklärten sie daher als eine Art Wachstum und nannten es eine Evolutio oder eine Entwickelung, im Hinblick auf die Fälle, in denen die wachsenden Teile sich durch Sprengung einschließender Hüllen entfalten. Ein Paradigma bot die Entstehung einer Phanerogamenblüte aus einer Knospe oder die Entwickelung eines Insekts aus Ei, Raupe und Puppe. Swammerdam hat wohl am meisten durch seine Untersuchungen über Insektenentwickelung den Grund zu solchen Vorstellungen gelegt. Gestützt auf seine unter Lupenvergrößerung ausgeführten Zergliederungen hält er nichts für gewisser, als daß alle Glieder des Schmetterlings, der Fliege oder eines andern Insekts schon in der Puppe vorhanden sind (1752, p. 13).

Nichts erregte mehr die Verwunderung seiner Zeitgenossen, als wenn SWAMMERDAM vor ihnen, wie es einmal auch vor dem Großherzog von Toscana geschah, zeigte, wie ein Schmetterling mit seinen zusammengerollten und verwickelten Teilen in einer Raupe steckt, indem er ihnen mit unglaublicher Geschicklichkeit und mit unbegreiflich feinen Werkzeugen — so erzählt uns BOERHAVE — „seine Hülle abnahm, so daß das Verborgene offenbar ward".

Seine beim Studium der Raupen und Puppen gemachten Wahrnehmungen übertrug SWAMMERDAM dann weiter auch auf das Ei und veranlaßte ihn zu der Bemerkung (1752, p. 19): es verdienten die Eier keine Eier, sondern Eierpüppchen genannt zu werden, derweil die Tierchen in Gestalt eines Püppchens darin steckten; und es sollte das sogenannte Ei, das das Tierchen umgiebt, besser seine Haut oder Schale heißen. SWAMMERDAM wandte sich gegen die Lehre, daß ein Geschöpf sich durch „Metamorphose" in ein Geschöpf ganz anderer Art umwandeln könne, und stellte dagegen die richtige Behauptung auf, daß Ei, Raupe, Puppe und Insekt nur verschiedene Entwickelungszustände einer und derselben Tierart sind.

In derselben Weise schloß SPALLANZANI bei der Untersuchung der Froschentwickelung: weil der Frosch aus der Kaulquappe entsteht und dieser wieder kontinuierlich aus dem Ei hervorgeht, muß das befruchtete Ei selbst schon ein kleines Fröschchen sein; und da ferner das befruchtetete Ei genau so wie das unbefruchtete aussieht, dieses aber schon im Eierstock eingeschlossen ist, so müssen auch schon „die Embryonen der Frösche in ihrer Mutter lange Zeit, ehe sie befruchtet wurden, vorhanden sein" (1786, p. 1—18, § 19). Auch giebt er an, die Fröschchen, die erst in den nächsten Jahren geboren werden sollen, im Eierstock gesehen zu haben; er meint hiermit die kleinen Eier, welche am Ende einer Laichperiode nach Ausstoßung der reifen Eier im Ovarium zurückbleiben.

Wie SWAMMERDAM und SPALLANZANI, so glaubten überhaupt die alten Evolutionisten, von gleichen Ideengängen geleitet, durch *die Beobachtung der Natur selbst* zu der Annahme gezwungen zu zu sein (BONNET, 1775, Bd. II, p. XXI), daß jeder organisierte Körper schon vor der Befruchtung präexistiere, was in gewissem Sinne ja auch vollkommen wahr ist, und daß die Befruchtung nichts weiter thut, als daß sie „dem vorher schon im Samenkorn oder im Ei im kleinen abgezeichneten, organisirten Ganzen die Entwickelung verschaffe".

Im übrigen verhehlten sich auch überzeugte Evolutionisten, wie BONNET, HALLER u. a., die ungeheuren Schwierigkeiten nicht, auf welche die Durchführung der Theorie nach vielen Richtungen stieß. So blieb ihnen keineswegs verborgen, daß die embryonalen Organe vielfach ein ganz anderes Aussehen und eine andere Beschaffenheit haben als im ausgebildeten Zustand, und daß das Ei selbst aus einer flüssig-weichen, anscheinend unorganischen Substanz zu bestehen scheine. Doch machten sie gegen Einwände, die hieraus geschöpft wurden, nicht ohne eine gewisse Berechtigung geltend, daß die Teile, je kleiner, um so zarter, weicher und schwieriger voneinander unterscheidbar werden. Sie konnten sich, wie HALLER (1775, VIII, p. 247) thut, darauf berufen, daß, während bei den meisten Insekten in der Puppe das deutlich ausgebildete Insekt steckt, in anderen Fällen, wie bei den Fliegen und Ameisen, nach den Untersuchungen von SWAMMERDAM „die Struktur offenbar in einem Brei begraben liegt. Und

doch sei der Bau auch hier organisch, wenn auch demjenigen, der die Sache nur so obenhin ansehe, alles weich und flüssig vorkäme; und ebenso sei in der Puppe der Ameisen schon eine wirkliche Ameise, obschon ihr Körper nur aus Milch und Flüssigkeit zu bestehen scheine."

Ferner hatte man auch erkannt, daß während der Entwickelung sich die Organe wie in ihrer Konsistenz so auch in Form und gegenseitiger Anordnung verändern können.

„Es kommt mir höchst wahrscheinlich vor", bemerkt HALLER, von seinen Untersuchungen am Hühnchen ausgehend, „daß die wesentlichen Teile der Frucht schon längst, aber nicht als solche, wie sie bei großen Tieren erscheinen, gebildet sind. Gewisse und vorher dazu bereitete Ursachen beschleunigen das Wachstum in einigen dieser Teile. in anderen hindern sie solches. Indem sie nun die Lagen verändern, indem sie die sonst durchsichtigen Werkzeuge sichtbar machen und den Fluidis und der schleimichten Materie eine Festigkeit geben, so bilden sie zuletzt ein Tier, welches aber von dem Embryo sehr verschieden ist, ein Tier, worin indessen kein einziger Teil ist, der nicht wesentlich schon im Embryo gewesen wäre." „Das Hühnchen im Ei ist vom vollkommenen Huhn nicht weniger verschieden als die Raupe vom Schmetterling" (1775, Bd. VIII, p. 155).

Noch bestimmter spricht sich BONNET dahin aus, daß „man sich nicht vorstellen müsse, als wenn alle Teile eines organisierten Körpers im Keime ebenso genau im kleinen befindlich wären, als wie sie in dem entwickelten Ganzen im großen erscheinen". Nach den neuen Entdeckungen am Hühnchen hält er es für bewiesen, „daß alle, sowohl äußerliche als innerliche Teile im Keime ganz andere Gestalten, Proportionen, Festigkeit und Ordnung haben, als nachher, wenn der Trieb der Säfte und die Auswickelung (Evolution) ihre natürlichen Wirkungen geäußert haben". So kommt denn BONNET sogar zu einer so allgemein gehaltenen Fassung des Keimbegriffs, daß er auch für unsere heutigen Vorstellungen wohl anwendbar wäre. Denn unter Keim versteht er „eine jegliche Vorherordnung, jegliche Vorherbildung der Teile, die durch sich selbst vermögend ist, das Dasein einer Pflanze oder eines Tieres zu bestimmen". Und um keinen Zweifel an seiner Auffassung aufkommen zu lassen, fügt er hinzu: „Ich behaupte deshalb nicht, daß die Knöpfchen an den Ausschößlingen der Armpolypen schon an sich selbst Polypen im kleinen und unter der Haut der Mutter versteckt. sondern darin gewisse, solchergestalt präorganisierte Partikelchen vorhanden sind, aus deren Entwickelung ein Polyp entstehen kann" (1775, Bd. II, p. LVIII). Den Keim nennt BONNET daher auch „einen Grundriß und ein Modell von dem organisierten Körper", insofern er „schon wirklich im kleinen alle wesentlichen Teile der Pflanze oder des Tieres in sich enthält, das er vorstellt". „Der Hauptunterschied zwischen dem Keime und dem entwickelten Tiere sei der, daß der erstere nur aus bloßen Elementarpartikeln bestehe, und daß die Maschen, die sie formieren, darin so enge als möglich sind, anstatt daß in dem anderen die Elementarpartikeln mit unzähligen anderen, vermittelst der Nahrung hinzugekommenen Teilen verbunden, und die Maschen der einfachen Fibern daselbst so weit als möglich sind, als sie es auch in Absicht der Natur und Ordnung ihrer Prinzipien sein sollen (l. c. Bd. II, p. 26).

An einer Organisation des Keimes, in welcher gleichsam schon das spätere Geschöpf in irgend einer Weise vorgezeichnet sei (Prädelineation), glaubten die Evolutionisten, auch wenn im Ei keine Spur davon zu sehen sei, vor allen Dingen deswegen entschieden festhalten zu müssen, weil sie es philosophisch für undenkbar hielten, daß eine Naturkraft aus einer ungeordneten „rohen" Stoffmenge nach einfach mechanischen Prinzipien Knochen, Muskeln, Eingeweide und Gefäße bilden und noch dazu alle diese Dinge in einer gewissen Ordnung zweckmäßig untereinander verbinden könne (HALLER, 1775, Bd. VIII, p. 203). Denjenigen, welcher dergleichen Hypothesen Gehör geben will, glaubt HALLER einzig und allein an das Auge erinnern und die Frage vorlegen zu sollen: „Wie könnte das Auge vermittelst einer ausdehnenden Kraft dergestalt gebaut und zu Membranen werden, die aufeinander folgen, die alle anders gewebt sind, daß das Licht von den durchsichtigen Teilen, welche allenthalben mit anderen sehr undurchsichtigen Teilen umgeben und eingefaßt sind, aufgefangen werden kann, deren Bau so genau berechnet ist, daß in Millionen Menschen und in Millionen Tieren die Strahlen eines Lichtpinsels von allen Seiten auf die Netzhaut vereinigt auffallen können? Und dennoch kannte diese körperliche Ursache weder das Licht noch die Gesetze, wodurch dasselbe gebrochen wird, indessen daß sie alles bis auf den hundertsten Teil einer Linie so richtig ausgemessen und zugeschnitten hat, als das Licht auf der Netzhaut zu sammeln erfordert wird etc."

In ähnlichem Sinne äußert sich BONNET, daß, „wer den menschlichen Körper, dieses Meisterstück der Natur, zerlege, notwendig innewerden müsse, daß ein so wunderbarlich zusammengesetztes und doch so harmonisches und so einiges Ganze nicht wie eine Uhr oder wie eine Mosaikarbeit durch allmähliches Ansetzen unendlich vieler verschiedener Stücke habe entstehen oder gebildet werden können. Er werde zugeben müssen, daß ein derartiges Ganzes der unauslöschliche Abdruck eines auf einmal hervorgebrachten Werkes sei."

Wenn die alten Evolutionisten Beobachtungen und Vernunftgründe, wie ich gezeigt habe, bei dem damaligen Stande der Naturerkenntnis zu Gunsten ihrer Theorie anführen konnten, so sahen sie sich doch bei weiterem logischen Ausbau ihrer Theorie in einem Punkte vor eine geradezu ungeheure Schwierigkeit gestellt. Denn jede Pflanzen- und jede Tierart besteht ja aus einer unendlichen Folge sich aneinander schließender Generationen, von welchen immer die eine die nächstfolgende hervorbringt. Wenn nun bei dieser Succession keine Neuzeugung der jüngeren Generation in der älteren stattfindet, sondern jene bereits fertig in dieser als Miniaturgeschöpf eingeschlossen ist, so bleibt nichts anderes als die Annahme übrig, daß überhaupt alle Geschöpfe, die einst gelebt haben und noch leben werden, in einem ersten Geschöpf der entsprechenden Art durch einen allmächtigen Schöpfer am Anfang aller Dinge geschaffen sein müssen. Die Präformationstheorie führte so ganz konsequenterweise zur Einschachtelungslehre (emboitement), einer zwar streng logisch entwickelten, aber trotzdem absolut unverständlichen und thörichten Hypothese, auf welche daher das Wort des Dichters zutrifft: „ist dies schon Tollheit, hat es doch Methode." Und dieses Gefühl sind wohl auch die alten Evolutionisten nicht ganz los geworden, auch wenn BONNET sagt: „die Hypothese sei eine von den größten Siegen des Verstandes über die

Sinne. Die verschiedenen Ordnungen so unendlich kleiner Dinge, welche nach dieser Hypothese ineinander eingeschlossen sind, beschweren die Einbildung, ohne die Vernunft zu erschrecken".

Denn an anderen Stellen seines Werkes läßt es BONNET dahingestellt sein, ob die Einschachtelungslehre oder die nachher zu besprechende entgegengesetzte Theorie des BUFFON'schen Panspermatismus den Vorzug verdient. Immerhin aber erblickt er auch hier noch in der Einschachtelungstheorie eine erhabene Vorstellung und er stellt sich „mit dem Gefühl einer geheimen Zufriedenheit in dem Schoße der Aemilia den Keim des Helden vor, der nach einigen Jahrtausenden ein mächtiges Reich aufrichtet, oder vielmehr des Weltweisen, der alsdann der Welt die Ursache der Schwere, das Geheimnis der Erzeugung und die Mechanik unseres Wesens erklären wird".

Wie HIS (1870/72) anführt, ist wohl zum erstenmale die Einschachtelungslehre in voller Konsequenz von dem Philosophen MALEBRANCHE (1688) aufgestellt worden. In seinem vielgelesenen Buch: Recherche de la vérité, welches in zahlreichen Auflagen seiner Zeit erschienen ist, führt MALEBRANCHE aus, daß unsere Sinne beschränkt und unsere Begriffe von Größe und Ausdehnung nur relativ sind, daß, wenn die Milbe im Verhältnis zu uns als ein unendlich kleines Tier erscheine, es doch noch tausendmal kleinere Tiere als die Milbe gebe, die uns sogar die Erfahrung schon kennen gelehrt habe; daher denn auch kein Grund vorhanden sei, daß diese dann die kleinsten von allen seien. Denn die Materie sei ins Unendliche teilbar, und so könne es auch unendlich kleine Tiere geben, obwohl vor diesem Gedanken unsere Einbildung erschrecke.

Aus diesen Grundsätzen macht dann MALEBRANCHE sofort die Nutzanwendung auf die Entwickelung der Pflanzen und der Tiere. Auf MALPIGHI und SWAMMERDAM hinweisend, die in dem Tulpenkeim schon ein ganzes Tülpchen, im Hühnerei ein Hühnchen und im Froschei ein Fröschchen entdeckt hätten, fügt er hinzu, daß der Verstand bei dem, was die Augen sehen, nicht Halt machen müsse. „Car la vue de l'esprit a bien plus d'étendue que la vue du corps. Nous devons donc penser outre cela, que tous les corps des hommes et des animaux qui naitront jusqu'à la consommation des siècles, ont peut-être été produits dés la création du monde; je veux dire que les femelles des premiers animaux ont peut-être été créées avec tous ceux de la même espèce qu'ils ont engendré et qui doivent s'engendrer dans la suite des temps."

Eine große Schwierigkeit entstand der Präformationstheorie, als LEEUWENHOEK in der Samenflüssigkeit zahlreicher von ihm untersuchter Tiere die Samenfäden auffand. Denn da bei der Entstehung eines neuen Geschöpfes das männliche Geschlecht ebenso gut beteiligt ist, wie das weibliche, so lag es jetzt nahe, die Streitfrage aufzuwerfen, ob die Eier, wie man früher allgemein angenommen hatte, oder die neuentdeckten Samenwürmchen die präformierten Keime sind. Haben diese doch den Vorzug für sich, daß sie beweglich und in ihrer gestreckten Form mehr tierähnlich sind, als die kugeligen und unbeweglichen Eier. In weiterer Verfolgung seiner Studien über die Zusammensetzung der Samenflüssigkeit zögerte denn auch LEEUWENHOEK nicht, diese Hypothese in seinen an die Londoner Akademie gerichteten Briefen offen auszusprechen; er glaubte später sogar männ-

liche und weibliche Samenfäden unterscheiden zu können; auch glückte es ihm, durch mikroskopische Untersuchungen bei Hunden und Kaninchen entgegen den Angaben von HARVEY festzustellen, daß bei einer Begattung die Samenfäden in die Höhle der Gebärmutter hineindringen und von hier sogar in die Eileiter und bis zur Tubenöffnung gelangen.

In der Mutter sollten sie dann einen geeigneten Ort, gleichsam ein Nest für ihre weitere Entwickelung finden. Bei den eierlegenden Tieren aber, bei Vögeln, Amphibien, Fischen, Insekten u. s. w. sollten die Eier nur die Bedeutung haben, den günstigen Nährboden für die Samenfäden, die eigentlichen Keime, zu liefern. In jedes Ei, so glaubte LEEUWENHOEK annehmen zu müssen, dringe je ein Samenfaden ein und ernähre sich hier auf Kosten der Dottermasse; daher er denn auch bemüht war, im Inhalt kleiner Eier den eingedrungenen Samenfaden aufzufinden; doch wollte ihm dies mit seinen Vergrößerungen in keinem Falle gelingen.


Fig. 2.

Auch die Ansicht von LEEUWENHOEK fand bald ihre Anhänger. Man verglich die Samenfäden mit den Kaulquappen und ließ sie wie diese allmählich wachsen und sich verwandeln. Der Holländer HARTSOEKER (1694), der ebenfalls in der Kunst Linsen zu schleifen geübt war und sich sogar die Priorität in der Entdeckung der Samenfäden auf Grund von Beobachtungen am Hahn zuschrieb, erklärte sie für die präformierten Keime und gab zu dieser Hypothese eine charakteristische Illustration (Fig. 2), indem er in den Kopfteil eines menschlichen Samenfadens eine kleine menschenartige Figur mit zusammengeschlagenen Armen und Beinen, von einer dünnen Hülle eingeschlossen, einzeichnete. Ein sonst unbekannter Schriftsteller, DALENPATIUS (1699), verstieg sich sogar zu der kühnen Behauptung, die Häutung eines Samenwurmes unter dem Mikroskop gesehen zu haben, und lieferte eine Abbildung (Fig. 3) eines so frisch gehäuteten Menschleins, an welchem er den noch von der Hülle bedeckten Kopf, Brust, Arm und Beine en miniature darstellte. In England entwickelte GARDEN ähnliche Ansichten wie LEEUWENHOEK. Bei den Pflanzen wurde die Rolle der Samenfäden den Pollenkörnern im Blütenstaub zugeschrieben.


Fig. 3.

Wo lag nun die Wahrheit? Bei der Lehre, daß das Ei, oder bei der damit zunächst unverträglichen Lehre, daß der Samenfaden der präformierte Keim sei? Darüber wurde Jahrhunderte lang viel hin und her gestritten. Es entstanden die beiden Schulen der *Ovisten* und der *Animalculisten*. Während unter den ersteren Forscher, wie SWAMMERDAM, MALPIGHI, HARVEY, SPALLANZANI, VALLISNERIUS, BONNET, HALLER u. a. aufzuführen sind, finden wir in der Reihe der letzteren neben dem Begründer der Lehre, LEEUWENHOEK, den großen Philo-

sophen LEIBNIZ, ferner BOERHAVE, LIEUTAUD, LANCISIUS u. a. Der Streit schien zu Gunsten der Ovisten entschieden, als BONNET die Jungfernzeugung der Blattläuse entdeckte und nachwies, daß die Eier, die niemals den Einfluß des männlichen Samens erfahren haben, sich trotzdem zu Blattläusen entwickeln. HALLER erblickte hierin eine der mächtigsten Stützen für die Ovisten. Die Samenfäden wurden von jetzt an meist für parasitische Gebilde der Samenflüssigkeit, den Infusorien vergleichbar, gehalten und es hat noch bis in die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts gedauert, bis der wirkliche Sachverhalt, daß Ei- und Samenzelle als gleichwertige Elemente am Zeugungsakt beteiligt sind, festgestellt und damit die Streitfrage der Ovisten und der Animalculisten zum Abschluß gebracht wurde.

---

2. Die Theorieen der Epigenesis und des Panspermatismus.

Die im vorigen Abschnitt geschilderten Theorieen der Evolution harmonierten nicht nur am besten mit dem Thatsachenmaterial, über welches die Naturforscher zur Zeit von SWAMMERDAM und HALLER geboten, sondern fügten sich auch am leichtesten einer doch von christlichen Dogmen stark beeinflußten Ideenwelt ein, von welcher sich auch die Gelehrten nicht frei machen konnten. Sie waren daher während dreier Jahrhunderte die herrschenden in der Wissenschaft, mochten nun die Eier oder die Samenfäden als die präformierten Keime angesehen werden. Gleichwohl fehlte es auch nicht an vereinzelten Forschern, welche den schwachen Punkt der Evolutionslehre, welcher in der Einschachtelung der Generationen liegt, erkannten und sich daher andere Vorstellungen von der Entstehung der Organismen zu bilden suchten. Unter ihnen sind die bedeutendsten der berühmte BUFFON, der Naturphilosoph OKEN, namentlich aber der als scharf beobachtender und klar denkender Forscher gleich ausgezeichnete CASPAR FRIEDRICH WOLFF.

BUFFON (1749, Bd. II) hat in seiner allgemeinen Naturgeschichte, welche durch ihre gefällige, interessante Darstellung noch heute den Leser fesselt, seine originellen Ansichten entwickelt, welche man als die Theorie des Panspermatismus zusammengefaßt hat. Er erblickt in der Annahme der Einschachtelungslehre nicht nur ein Geständnis, daß man die Entstehung eines Organismus nicht begreifen könne, sondern auch zugleich einen Verzicht auf den Willen, sie zu begreifen. Abgesehen davon, daß man die Aufgabe selbst nicht löse, füge man zu ihr noch die neue Schwierigkeit, daß man zu der Annahme einer unendlichen Zahl von Keimen, die alle in einem einzigen eingeschlossen seien, gezwungen werde. So verliere man in dem Labyrinth des Unendlichen vollends den Faden der Wahrheit, und anstatt die Frage aufzuklären und zu lösen, beginne man nur sie mehr zu verwickeln und sich von ihrer Lösung zu entfernen. Und so versucht BUFFON nun selbst einen neuen Weg der Erklärung ausfindig zu machen. Aus der Thatsache, daß fast an jeder Stelle eines Baumes eine Knospe sich bilden kann, die, abgelöst von ihm, wieder einen Baum liefert, und ebenso aus der Thatsache, daß aus einem in viele Stücke zerschnittenen Polypen ein jedes Stückchen sich wieder zu einem Polypen gestaltet, zieht er den wichtigen Schluß (in welchem man eine auf

theoretischem Wege erfaßte Konception der Zellentheorie erblicken kann), daß eine Pflanze und ein Tier als eine Vereinigung zahlloser kleiner Individuen derselben Art aufgefaßt werden muß. In diesem Sinne läßt er die Ulme aus vielen Ulmen, die Hydra aus vielen Hydren zusammengesetzt sein (p. 18, 19).

Eine scharfe Grenze zieht BUFFON zwischen der unorganischen Natur und der Welt der Organismen. Als die Grundlage der letzteren nimmt er kleine, organische, lebende Einheiten an, gewissermaßen Urteilchen der organischen Welt, welche gleich der unorganischen Materie unzerstörbar und unveränderlich sind. Aus ihnen bauen sich alle lebenden Wesen auf und zerfallen bei ihrem Tode wieder in sie. BUFFON nennt sie daher eine „matière productive et organique". Er läßt sie überall in Wasser, Erde und Luft verbreitet sein und eine unerschöpfliche Quelle für die Entstehung neuer Pflanzen- und Tiergenerationen bilden.

Einen Beweis für seine Ansicht findet er in den Untersuchungen des englischen Naturforschers NEEDHAM, welcher durch Experimente gefunden zu haben glaubte, daß die in Aufgüssen oder bei der Fäulnis organischer Substanzen auftretenden Infusorien nicht aus Eiern, sondern aus dem direkten Zerfall pflanzlicher und tierischer Teile entstehen. BUFFON spricht sich hierbei nicht ganz bestimmt darüber aus, ob die Infusorien schon selbst die letzten unzerstörbaren Urteilchen der belebten Materie, oder vielmehr die ersten Vereinigungen von solchen sind; doch neigt er offenbar der letzteren Ansicht zu; denn von den Infusorien bemerkt er, daß dieselben, je länger die Infusionen stehen bleiben, um so mehr in immer kleinere lebende Partikeln (wahrscheinlich die Bakterien) zerfallen und dabei zugleich immer giftigere Eigenschaften annehmen.

Gleich den Infusorien rechnet BUFFON auch die Samentierchen zu der belebten Urmaterie; indem er sie nur wenig organisiert sein läßt, bekämpft er die Lehre der Animalculisten: „Pour le dire plus clairement, ces prétendus animaux ne sont que les parties organiques vivantes, dont nous avons parlé, qui sont communs aux animaux et aux végétaux, ou tout au plus, ils ne sont que la première réunion de ces parties organiques."

Durch welche Kraft, läßt sich nun weiter fragen, werden die in der Natur überall verbreiteten organischen Urteilchen, in welche Pflanzen und Tiere schließlich zerfallen, fortwährend zu neuen Pflanzen und Tieren wieder verbunden? — Hier hilft sich BUFFON mit der Hypothese eines beständig vor sich gehenden Kreislaufes der organischen Urteilchen. Pflanzen und Tiere nehmen sie als Nahrung in sich auf, jene mit ihren Wurzeln aus dem Boden, diese, indem sie entweder Pflanzen oder Tiere verzehren, welche beim Verdauungsprozeß im Darmkanal sich wieder in die unzerstörbaren organischen Moleküle auflösen. Ihr Wachstum findet dadurch statt, daß die verschiedenen Organe aus dem aufgenommenen Nahrungsmaterial sich diejenigen Teilchen assimilieren, die ihnen verwandt sind, die übrigen dagegen abstoßeu.

Aus demselben Prinzip wird dann auch die Fortpflanzung erklärt. Sie erfolgt aus dem Ueberschuß der Urteilchen, der beim Wachstum keine Verwendung mehr findet. Daher sind Ernährung, Wachstum und Zeugung die Wirkungen ein und derselben Ursache. Die überschüssigen Urteilchen sammeln sich an bestimmten Stellen zu Keimen

an und verbinden sich nach ihrer inneren Verwandtschaft. Um zu erklären, daß aus einem solchen Aggregat immer die Pflanzen- und Tierart hervorgeht, in welcher sich der Keim gebildet hat, nimmt BUFFON eine formgebende Kraft an, welche jeder Organismenart innewohnt und vermöge welcher sie die Urteilchen zu einer nur ihr eigentümlichen und ihr entsprechenden Weise vereint. Insofern bezeichnet er jede Pflanzen- und Tierart als ein Modell, in welchem die aufgenommenen und zur Zeugung verwandten Urteilchen der Art gemäß neu geformt werden. Die Fortpflanzung gestaltet sich einfacher bei Pflanzen und solchen niederen Tieren, wie den Polypen, bei denen ein Teil dem anderen gleicht, so daß z. B. der Polyp als eine Vielheit von lauter kleinen Polypen aufgefaßt werden konnte. Denn hier enthält jeder Teil die Gesamtheit der Urteilchen, aus denen das Ganze besteht. Dagegen kann bei solchen Tieren, die aus vielen ungleichen Teilen oder verschiedenartigen Organen aufgebaut sind, nicht mehr jeder Teil das Ganze wieder erzeugen, weil er nicht alle Urteilchen beherbergt. Die Fortpflanzung wird komplizierter, sie geht nur von bestimmten Stellen des Körpers, von den Geschlechtsorganen aus, welche gleichsam besondere Behälter darstellen, in welche von jedem Organ und jedem verschiedenen Teil des Körpers der Ueberschuß der organischen Moleküle hingeschickt wird. BUFFON entwickelt hier eine Anschauung, welche uns später bei CHARLES DARWIN in seiner Hypothese der Pangenesis wieder entgegentritt. Auch bei DARWIN könnte der BUFFON'sche Satz stehen: „Ces molécules sont absolument analogues à chaque partie, dont elles sont renvoyées, puisqu'elles étaient destinées à nourrir cette partie; dès lors quand toutes les molécules renvoyées de tout le corps viennent à se rassembler, elles doivent former un petit corps semblable au premier, puisque chaque molécule est semblable à la partie dont elle a été renvoyée" (p. 425).

Die Besonderheit der geschlechtlichen Zeugung wird endlich noch dadurch erklärt, daß sich ein neuer Organismus erst dann bilden kann, wenn sich die organischen Moleküle der Samenflüssigkeiten beider Geschlechter miteinander vermischt haben, was an einem dazu geeigneten Orte (la matrice de la femelle) geschehen muß. Wenn bei der Vermischung sich mehr organische Moleküle des männlichen als des weiblichen Geschlechts vorfinden, entsteht ein männliches Wesen, und umgekehrt.

Durch solche phantastischen, zum Teil sinnreich ausgeklügelten Konstruktionen, welche hier und da sogar Anklänge an moderne Errungenschaften der Zellenlehre zeigen, aber wenig auf eigenen und dann meist falsch gedeuteten Beobachtungen beruhen, glaubt BUFFON die Schwierigkeit der präformierten und ineinander geschachtelten Keime umgehen zu können; so schließt er denn seine Abhandlung mit dem Satz: „mais il y a une matière organique toujours active, toujours prête à se mouler, à s'assimiler et à produire des êtres semblables à ceux qui la reçoivent: les espèces d'animaux ou de vegetaux ne peuvent donc jamais s'épuiser d'elles mêmes; tant qu'il subsistera des individus l'espèce sera toujours toute neuve; elle l'est autant aujourd'hui qu'elle était il y a trois mille ans" (1749, p. 426).

Aehnlichen Ideengängen wie bei BUFFON begegnen wir auch bei OKEN (1805) in seiner 1805 veröffentlichten Schrift über Zeugung, in welcher er die „Panspermie" als die älteste, ehrwürdigste Idee in der

Geschichte der Naturphilosophie bezeichnet. Pflanzen und Tiere läßt er aus zahlreichen, auf das innigste untereinander verbundenen Infusorien zusammengesetzt sein, derart, daß ihre Individualitäten nur noch eine einzige Individualität bilden. OKEN hat daher auch später auf Grund solcher Aussprüche die Priorität, der Begründer der Zellentheorie zu sein, für sich in Anspruch genommen.

Wie BUFFON ein entschiedener Anhänger der NEEDHAM'schen Lehre bestreitet er auf das entschiedenste die Richtigkeit von SPALLANZANI's Experimenten, nach denen die Infusorien aus Sporen oder Eiern, die im Wasser und in der Luft verbreitet sind, ihren Ursprung nehmen; vielmehr läßt er sie ebenfalls direkt aus einem Zerfall pflanzlicher und tierischer Substanz in ihre Urbestandteile entstehen. In der Gärung und Fäulnis sieht er einen Prozeß, welcher der Zeugung der höheren Organismen entgegengesetzt ist, also eine wahre Entzeugung oder Katagenesis. Da somit die Infusorien die Grundlage für alles Lebendige sind, nennt er sie die Urtiere, die Urstoffe des Organischen, oder die Elemente der organischen Welt, und behauptet von ihnen, daß sie bei der Schöpfung ebenso allgemein und unvertilgbar entstanden seien, wie Erde, Luft und Wasser.

OKEN ist durchaus ein Anhänger der BUFFON'schen Lehre, daß ein Organismus nie aus etwas, was nicht selbst organisch ist, entstehen könne. Seine ewigen „panspermitischen Infusorien" sind auf der ganzen Erde, in der Luft und im Wasser verbreitet; ohne sie kann es keine Zeugung, kein Wachstum geben. Aus ihrer Synthese entstehen zuerst Pflanzen, aus diesen dann die Tiere. Ernährung und Wachstum der letzteren beruht auf dem Zerfall der in den Darm aufgenommenen pflanzlichen und animalischen Nährstoffe in ihre Urtiere (Katagenesis) und auf der Assimilation derselben.

Auf dem gleichen Prinzip beruht die Zeugung bei Pflanzen und bei Tieren. Denn der Zeugungsstoff oder der Samen besteht aus nichts anderem als aus Infusorien, die sich aus dem Körper des Zeugenden wieder ablösen. Die Samenfäden der Tiere und die Pollenkörner der Pflanzen sind also nicht präformierte Keime, sondern Urtiere, aus denen sich durch eine neue Synthese wieder Tiere und Pflanzen derselben Art unter geeigneter Bedingung aufbauen. Bei der geschlechtlichen Zeugung ist eine solche Bedingung, daß die Urtierchen des männlichen Samens sich mit einem weiblichen Bläschen vereinigen. „Dieses liefert zum entstehenden Embryo — so führt OKEN weiter aus — weder einen Keim, noch organische Grundteilchen, noch sonst etwas Materielles, sondern bloß die Form, welche die eintretenden Cercarien (anderer Ausdruck für die Samenfäden) durch die mit den Bläschen erwachsene organische Thätigkeit so miteinander verbindet, daß sie, auch noch durchsichtig, schon den Typus desjenigen Tieres in Miniatur darstellen, zu dessen Gattung sie gehören". Das Bläschen nennt OKEN daher auch schlechthin „die Typus gebende Kraft" und meint von ihr, sie sei dem Bläschen ebenso eigentümlich, wie der Niere die harnbildende „Funktion" oder der Leber die Gallenabsonderung. Die Hypothese von der Typus bildenden Kraft des Bläschens vertritt bei OKEN die Rolle des Modells in der Lehre von BUFFON.

Dem HARVEY'schen Satz „Omne vivum ex ovo" setzt OKEN, da die Infusorien, aus denen sich der Embryo aufbaut, nur im männlichen Samen enthalten sind, die Antithese gegenüber: „Nullum vivum

ex ovo". Dagegen wachse der Embryo durch fortdauerndes Absetzen von Infusorien aus dem Blute der Mutter.

Oken ist, wie Buffon, Anhänger der Lehre einer jederzeit vor sich gehenden Generatio aequivoca, allerdings nur aus dem Organischen. Wie Infusorien aus Zerfall von Fleisch, so läßt er auch höher organisierte parasitische Tiere, die, wie die Krätzmilbe, Erreger von Hautkrankheiten sind, oder die verschiedenen Arten von Eingeweidewürmern aus einem Auflösungsprozeß einzelner Organteile in ihre Urbestandteile und aus neuer Vereinigung derselben ihren Ursprung nehmen. In den Wurmkrankheiten etc. erblickt er eine Tendenz des Tieres, in seinen Ursprung zurückzusinken.

Die Needham'schen Infusionsversuche bilden, wie wir gesehen haben, eine der wichtigsten Grundlagen sowohl für Buffon's, wie für Oken's Zeugungslehre, durch welche die Präformationstheorie ersetzt werden sollte. Daher richteten denn auch die Evolutionisten ihre Angriffe gegen diesen schwachen Punkt der ihnen entgegentretenden Lehre, mit besonderem Erfolg der Abt Spallanzani. Durch sehr sorgfältige Experimente, die Oken mit Unrecht als nicht beweiskräftig hinzustellen versuchte, hat Spallanzani (1786) schon 1777 die vermeintliche Generatio aequivoca der Infusorien und die Needham'schen Entdeckungen als Irrtümer klar nachgewiesen.

Wichtiger und erfolgreicher als die auf nachweisbaren Irrtümern beruhende, phantastische Hypothese des Panspermatismus wurde die von Caspar Friedrich Wolff 1759 zuerst entwickelte Theorie der Epigenesis.

Aus ähnlichen allgemeinen Gesichtspunkten wie Buffon fühlte sich Wolff schon als junger Mann von der Präformationstheorie abgestoßen, weil sie seinem Denken keine Befriedigung gewährte. „Ich muß gestehen", erzählt er selbst, „daß beide Meinungen, sowohl die von der Evolution, als auch die andere von den Samentierchen, mir immer — und auch ehe ich noch glaubte, daß ich jemals zu Beobachtungen kommen würde, die mich in den Stand setzten, eine Theorie der Generation auszuarbeiten — schon unwahrscheinlich vorgekommen sind" (1764, p. 39). Als Grund seiner Abneigung führt er an, daß es in der ganzen Natur kein einziges Phänomen gebe, welches auch nur einige Aehnlichkeit mit der Evolution habe, wie sie durch die Präformationstheorie für Pflanzen und Tiere angenommen werde. Denn alle anderen Gebilde in der Natur entstünden und vergingen wieder aus natürlichen Ursachen. Als Beispiel nennt er die Wolken, welche in der Luft entstehen und sich wieder auflösen, und er bemerkt hierzu: „Oder scheinen sie nur zu entstehen? und werden sie eigentlich nur evolviert? Nein, wir wissen, daß sie durch natürliche Ursachen und zwar durch die Wärme produziert werden, und wie sie produziert werden. Die Materie zu den Wolken war da, aber Wolken wurden erst produziert." In demselben Sinne weist Wolff auf die Bildung des Regenbogens, auf die durch Mischung entstehenden chemischen Substanzen hin, an welchen allen sich zwar Veränderungen des Weltgebäudes, aber niemals Evolutionen abspielten. Daher erklärt er die Hypothese der Präformation von vornherein für im höchsten Grade unwahrscheinlich; denn man finde in der ganzen Natur kein einziges Beispiel von einem solchen Dinge, wie die Hypothese annehme. Vielmehr würden alle Erscheinungen, die in der Welt stattfinden, durch physische Ursachen im genauesten und vollständigsten

Verstande hervorgebracht; daher sei es Aufgabe des Naturforschers, die Kräfte in der Natur zu entdecken und irgend eine mögliche Art einzusehen, wie durch jene Kräfte die organischen Körper gebildet werden (l. c. p. 51, 56).

Am Schluß des einleitenden Kapitels, welches über die Unwahrscheinlichkeit der Hypothese von der Prädelineation handelt, faßt Wolff seinen Standpunkt gewissermaßen wie ein Glaubensbekenntnis in den schönen, von Ueberzeugung durchdrungenen, an seine Leser gerichteten Worten zusammen: „Sie werden sich noch erinnern, daß eine Evolution ein Phänomen war, welches seinem Wesen nach gleich bei der Schöpfung von Gott erschaffen, aber in einem unsichtbaren Zustande erschaffen wurde, eine Zeitlang unsichtbar blieb und alsdann sichtbar wurde. Sie sehen bald, ein entwickeltes Phänomen ist ein Wunderwerk, welches von den gemeinen Wunderwerken nur darin unterschieden ist, daß es erstlich zur Zeit der Schöpfung schon von Gott produziert ist, zweitens daß es eine Zeitlang, ehe es zum Vorschein gekommen, unsichtbar geblieben ist. Alle organischen Körper sind also wahre Arten von Wunderwerken. Allein wie sehr ändert sich nicht dadurch der Begriff, den wir von der gegenwärtigen Natur haben, und wie viel verliert er nicht von seiner Schönheit. Bishero war sie eine lebendige Natur, die durch ihre eigenen Kräfte unendliche Veränderungen herfürbrachte, jetzt ist sie ein Werk, welches nur Veränderungen herfürzubringen scheint, in der That aber und dem Wesen nach unverändert so liegen bleibt, wie es gebauet war, außer daß es allmählich immer mehr und mehr abgenutzt wird. Zuvor war sie eine Natur, die sich selbst destruierte und sich selbst von neuem wieder schuf, um dadurch unendliche Veränderungen herfürzubringen, und sich immer wieder auf einer neuen Seite zu zeigen. Jetzo ist sie eine leblose Masse, von der ein Stück nach dem anderen herunterfällt, so lange bis der Kram ein Ende hat. Eine solche elende Natur kann ich nicht ausstehen, und die Samentierchen, in ihrer Hypothese betrachtet, sind nicht ein Werk des unendlichen Philosophen, sondern sie sind das Werk eines Leeuwenhoek's, eines Glasschleifers“ (l. c. p. 73).

Von so starkem Glauben durchdrungen, hat C. Fr. Wolff es sich schon früh zur Lebensaufgabe gemacht, den Irrtum der Evolution nachzuweisen und durch eine Theorie der Epigenesis zu ersetzen. Es geschah in 4 Schriften (1759, 1764, 1768, 1789), von welchen die erste als Doktordissertation 1759, die letzte 30 Jahre später veröffentlicht wurde. Die Dissertation „Theoria generationis“ ist in deutscher Uebersetzung in die von Ostwald herausgegebenen Klassiker der exakten Wissenschaften mit aufgenommen worden; bedeutender und interessanter ist jedenfalls die von Wolff selbst 1764 in deutscher Sprache veröffentlichte „Theorie von der Generation“ in 2 Abhandlungen, weil er in der ersten derselben auf seine Stellungnahme den Theorieen der Evolution gegenüber sowie auf eine Reihe allgemeiner Fragen und Einwürfe näher eingeht. Auf seine Erstlingsarbeiten, welche die Theorie der Epigenesis schon fertig enthalten, hat Wolff nach seiner Uebersiedelung als Akademiker nach Petersburg noch 1768 seine an ausgezeichneten Beobachtungen reiche Schrift „De formatione intestinorum“, in welcher er die empirische Grundlage für die Epigenesistheorie zu liefern sucht, und 1789 eine Abhandlung von der eigentümlichen und wesentlichen Kraft der vegetabilischen sowohl als auch der animalischen Substanz veröffentlicht.

Die leitenden Gesichtspunkte zu seiner Theorie hat WOLFF offenbar durch das Studium der Pflanzen gewonnen. Er untersuchte an ihnen die Stellen, wo neue Organe sich anlegen, junge Samenknospen, Vegetationskegel, Blattanlagen u. s. w.; er findet, daß die jüngsten Teile weich und flüssig sind und sich wie klebrichte Säfte in Fäden ausziehen lassen; daß sie ferner wie ein Tropfen Wasser durchsichtig und klar, ohne jede Struktur seien, daß sie, durch Weingeist verdichtet, weiß würden und auch dann „dem besten Mikroskop nichts als eine ebene und polierte Oberfläche zeigten“ (1764, p. 133, 134; 1789, p. 26). Da es nun eine wahre Unmöglichkeit sei, daß ein flüssiger Körper zugleich organisch sein könne, hält er es für „geometrisch bewiesen“, daß am Anfang alle neu sich bildenden Teile nicht organisch seien. Die gleiche Ansicht äußert er für neu sich bildende tierische Organe. „Das Gehirn beim Embryo sei so flüssig wie Wasser.“

In dem Flüssigkeitstropfen erblickt WOLFF eine Absonderung oder ein Sekret eines bereits vorhandenen Organes einer Pflanze oder eines Tieres, ein Sekret, welches aus ihren Gefäßen und Saftbläschen nach außen hervorgetrieben werde, in ähnlicher Weise, wie z. B. die Milch aus der Milchdrüse. Das erste allgemeine Gesetz von der natürlichen Formation organischer Körper lautet daher: „Ein jeder organische Körper oder Teil eines solchen wird erst ohne organische Struktur produziert.“

Die weitere Entwickelung besteht dann darin, daß das zuerst Unorganische organisch gemacht wird. Auch dieser Vorgang ist nach C. WOLFF's Theorie der Epigenese ein höchst einfacher. Einmal vermehrt sich der ausgeschiedene Saft, indem immer neuer nachdrängt; zweitens verändert er sich in seiner Beschaffenheit; denn je länger er ausgeschieden ist, um so zäher, fester und solider wird er. Drittens aber bilden sich in der fester gewordenen Substanz durch den beständig zufließenden neuen Saft, durch welchen sie zugleich ernährt wird, besondere Gefäße aus als Wege für die Saftströmung; auch lagert sich ein Teil des Saftes in Bläschen ab. Auf diese Weise erhalten wir als zweites Gesetz (1764, p. 191) der Epigenese: das, was erst als eine unorganische Ausscheidung produziert war, wird organisch gemacht oder mit Organisation versehen, indem es Bläschen und Gefäße erhält.

Um die hier kurz zusammengefaßten Ideengänge richtig zu verstehen, muß man im Auge behalten, daß WOLFF zumal von tierischer Organisation und Struktur noch sehr primitive rohe Vorstellungen hat. Als Beweis diene folgender Satz (1764, p. 162): „Die Gefäße und Bläschen machen die innere Struktur eines Teiles aus; sie machen den Teil organisch, und ohne sie würde der Teil aufhören, organisch zu sein. Nehmen Sie der Leber oder der Niere alle Gefäße weg, so bleibet weiter nichts als ein Klumpen Materie übrig, die zwar die Eigenschaften der tierischen Substanz haben kann, in der Sie aber so wenig Organisation oder Struktur noch antreffen, als in einem Klumpen Wachs.“ Ebenso hält er die niedersten Pflanzen und Tiere (Polypen, Volvox, Proteus etc.) für nichts anderes als lebende oder vegetierende Materie, nicht aber für organisierte Körper (1789, p. 39).

Die Entstehung eines tierischen Körpers denkt sich WOLFF etwa so: „Die verschiedenen Teile entstehen alle einer nach dem anderen; sie entstehen alle so, daß immer einer von dem anderen entweder

(an der Oberfläche) excerniert oder deponiert (d. h. im Inneren abgeschieden) wird.“ „Ein jeder Teil ist also allemal erstlich ein Effekt eines anderen vorhergehenden Teiles und wird alsdann wiederum die Ursache anderer folgender Teile. Ein jeder Teil ist im Anfang, wenn er excerniert oder deponiert wird, unorganisch, und er wird erst organisiert, wenn er schon wieder andere Teile excerniert hat, und diese Organisation eines Teiles geschiehet entweder durch Gefäße und Bläschen, die in ihm formiert werden, oder durch zusammengesetzte Teile, die innerhalb seiner Substanz deponiert werden. Jene Exkretion des einen Teiles durch den anderen, die ich Vegetation genannt habe, gehet auf solche Art eine Zeit lang fort, endlich aber hört sie auf, und diejenigen Teile, welche alsdann zuletzt excerniert worden sind, bleiben die letzten und excernieren keine anderen weiter.“

Als den zuerst excernierten Teil des Embryo bezeichnet WOLFF das Rückgrat und den Kopf, der zuerst ganz unorganisiert ist; die erste Grundlage des Tieres scheidet dann (beim Hühnchen) die Substanz zu den Flügeln und Füßen aus, die unter der Gestalt einer Keule zum Vorschein kommt; von ihrem Rand werden wieder die Zehen als kleine Hügelchen ausgeschieden; gleichzeitig wird vom Rückgrat nach innen eine Substanz deponiert, die ersten Züge der Wirbel, in denen noch später wieder Knochensubstanz abgelagert wird; ebenso werden in den Extremitäten die differenten Teile derselben, Muskeln, Knochen etc., abgelagert u. s. w.

Auf die Frage, woher das Rückgrat kommt, von welchem die übrigen Organe ausgeschieden werden, giebt WOLFF die Antwort (1764, p. 221), daß es vom Ei excerniert worden, nachdem durch den Einfluß des männlichen Samens in ihm die Vegetation wieder angeregt worden sei. Denn die geschlechtliche Zeugung glaubt WOLFF aus demselben Prinzip erklären zu können. Die Bildung der Zeugungsstoffe läßt er auf einer Abnahme der Vegetationskraft beruhen. Es werden in den Geschlechtsorganen zwar noch Säfte abgeschieden, aber sie werden nicht organisiert, da der Zufluß neuer Nahrungssäfte aufhört. Daher trennen sich auch die nicht weiter ernährten Zeugungsstoffe nach ihrer Sekretion vom Organismus ab. Damit nun im pflanzlichen Samen und im tierischen Ei die zum Stillstand gekommene Vegetation wieder hergestellt werde, müssen ihnen von außen Nahrungssäfte zugeführt werden als Ersatz für den inneren Zufluß, der ja aufgehört hat. Solchen Ersatz liefert der männliche Samen, welcher als ein im höchsten Grade vollkommenes Nutriment bezeichnet wird. WOLFF definiert daher die Befruchtung als eine mit Hilfe des männlichen Samens wieder hergestellte Vegetation, oder auch als eine von außen geschehene Nutrition.

Daß sich im Laufe der Entwickelung verschiedenartige Organe nacheinander bilden, erklärt WOLFF durch die Annahme, daß in die Säfte immer mehr ungleichartige Substanzen aufgenommen werden, die dann an besonderen Stellen wieder zur Absonderung gelangen (1789, p. 51). „Es sind gallenhafte Säfte in einer Vegetationsperiode, welche die Leber hervorbringen und bilden. Es sind in einer anderen Periode wässerige, mit Salzteilen geschwängerte Säfte, welche die Nieren produzieren.“ Wie in der organischen Substanz durch die Bewegung der Säfte selbst die Gefäße und Bläschen entstehen, die durch Erhärtung der Grenzschicht eigene Wandungen erhalten, so entstehen an Orten, wo überflüssige, ungleichartige Säfte wieder ab-

gesondert werden müssen, als eine neue Art von Gefäßen die Absonderungskanäle; zugleich bilden sich dadurch auch besondere Sekretionsbehältnisse, Gallenblase, Nierenbecken, Harnleiter, Harnblase.

Bei dem Versuch, eine Theorie der pflanzlichen und tierischen Entwickelung aufzustellen, geht WOLFF auch auf die sich naturgemäß aufdrängende Frage ein, welche Kräfte bei der Bildung eines Organismus wirksam sind. Zum Zweck der Erklärung glaubt er „eine den Pflanzen und Tieren eigentümliche und wesentliche Kraft“ annehmen zu müssen. Was ist WOLFF's „Vis essentialis“? Darüber hat er sich zwar schon in seinen beiden ersten Schriften, am eingehendsten aber in seiner nur hierüber handelnden Abhandlung aus dem Jahre 1789 ausgesprochen.

Nach seiner Ansicht (1812, p. 125) ist die Bildung organischer Körper im allgemeinen den bloßen Naturkräften überlassen, welche den vegetabilischen und tierischen Materien innewohnen; eine Materie dieser Art aber, die mit solcher Kraft versehen ist, wurde von Gott unmittelbar aus dem Nichts geschaffen; sie ist von der Materie der unbelebten Natur mit ihren Kräften verschieden, was WOLFF durch die Wahl des Namens „Vis essentialis“ zum Ausdruck gebracht hat.

Kräfte sind nur an ihren Wirkungen zu erkennen. So erkennt man auch das Wesen der Vis essentialis an den Erscheinungen der pflanzlichen und tierischen Nutrition und Vegetation, daher sie auch als Vegetations- oder Nutritionskraft bezeichnet wird. Die Nutrition aber beruht darauf, daß sowohl die festen als flüssigen vegetabilischen und animalischen Substanzen die Eigenschaft haben, die ihnen gleichen Teile anzuziehen, die ungleichen aber abzustoßen. Hierbei findet sowohl eiue Anziehung statt zwischen den verschiedenen Teilen der Säfte unter sich selbst, als auch zwischen festen und flüssigen Teilen, insofern sie von gleichartiger Natur sind; umgekehrt stoßen sich verschiedene flüssige Teile oder feste und flüssige Substanzen voneinander ab, wenn sie ungleichartig sind. WOLFF spricht daher auch den Organismen die Fähigkeit, eine fremde Substanz in eine ihnen gleichartige Substanz umzuwandeln, entschieden ab und verwirft das ihm „wunderlich“ dünkende Wort Assimilation als eine unschickliche Bezeichnung (1789, p. 45). Die Ernährung beruht für ihn nicht auf einer Art Verwandlung von Stoffen, sondern auf Entwickelung einer schon existierenden Substanz, dadurch daß die vegetabilischen und animalischen Substanzen das ihnen Gleichartige anziehen. In diesem Sinne nimmt WOLFF auch eine Differentia specifica der besonderen anziehenden und abstoßenden Kräfte an.

Um ein etwas komplizierteres Beispiel zur Erläuterung dieser Ideengänge anzuführen, so stellt sich WOLFF die Veränderungen in der Leber in der Weise vor: „Wenn das Blut in der Pfortader langsamer fließt, äußert die Repulsion ihre Wirkung und fängt das galligte Serum schon an, sich von dem nahrhaften Serum und den Blutkugeln zu separieren. Und wo es nun an der Oeffnung eines Gallenganges vorbeikömmt, tritt es, repelliert vom Blut und angezogen von der Oeffnung, augenblicklich und sehr zuverlässig in den Gallengang ein. Die Blutmasse hingegen, von der sich das Galligte geschieden hat, wenn sie an der Oeffnung einer Wurzel der Hohlader vorbeigeht, tritt, repelliert vom gallichten Serum und angezogen von der Hohlader, sicher in diese hinein. Kommt sie an die Oeffnung eines Gallenganges,

so geht sie, repelliert von derselben und repelliert von der Galle, an jener Oeffnung vorbei."

Die in Anziehung gleichartiger und in Abstoßung ungleichartiger Teile sich äußernde Nutritionskraft ist nur der vegetabilischen und animalischen Substanz eigen und von der allgemeinen Anziehungskraft, die alle Körper besitzen, verschieden; denn wäre das nicht der Fall, so müßten diese ebenso wie die Pflanzen nutriert werden, sie müßten wachsen und auf irgend eine Art ihr Geschlecht fortpflanzen. Daher spricht sich WOLFF auch gegen den Vergleich eines Organismus mit einer Maschine aus. Denn wenn man auch aus irgend einer Substanz ein Modell einer Pflanze, z. B. eines Trapogogon prat., mit ihrer inneren Struktur genau nachbildet, so würden auch die eifrigsten Verteidiger der mechanischen Medizin dem Modell die gleichen Verrichtungen wie dem natürlichen Trapogogon nicht zutrauen. Denn es fehle seiner Substanz die „eigentümliche und wesentliche Kraft", die nur den organischen Substanzen innewohnt und welche für alle Mechanik unerklärbar ist (1789, p. 70). Ohne sie könne alle Organisation, auch mit den allgemeinen Kräften der Körper versehen, dennoch nicht die geringste von den Verrichtungen hervorbringen, die wir bei Tieren oder bei Pflanzen wahrnehmen und die, zusammengenommen, ihr Leben ausmachen.

WOLFF wendet sich daher auch gegen Versuche einer mechanischen Erklärung des Lebensprozesses, giebt aber auf der anderen Seite auch zu, daß sich überall, sobald Organisation stattfindet, auch Mechanismus in die vegetabilischen Verrichtungen einschleiche, oder wie es an anderer Stelle heißt, daß sich in wunderbarer Weise in die ersten Wirkungen der wesentlichen Kräfte des tierischen Körpers mechanische Ursachen und mechanische Kräfte einmischen und die Wirkungen jener Kräfte modifizieren (1789, p. 40 u. 16). Die Vis essentialis ist eine Grundkraft, welche nur dem Lebewesen zukommt, und von welcher alle Wirkungen herrühren, die, zusammengenommen, das Leben eines Dinges ausmachen, wie Digestion, Sanguifikation, Sekretion, Vegetation, Produktion und Bildung neuer Teile, Respiration, selbst die Generation.

Die Vis essentialis vergleicht WOLFF (1789, p. 42 u. 69) auch an mehreren Stellen der Kraft, deren Dasein STAHL sehr wohl erkannte, die er aber mit Unrecht der Seele (anima) zuschrieb. Noch mehr aber entspricht sie wohl dem, was man in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts unter „Lebenskraft" verstanden hat.

Ueber die wissenschaftliche Bedeutung von WOLFF's Theorie der Generation ein gerechtes Urteil zu fällen, ist nicht leicht. Auf der einen Seite wird man anerkennen müssen, daß die 3 theoretischen Schriften die Arbeit eines scharfsinnigen und logisch geschulten Naturforschers sind, daß er die schwachen Seiten der Einschachtelungs- und Evolutionstheorie gleich BUFFON u. a. richtig erkannte und auf Grund von Beobachtungen bei Pflanzen und Tieren zu beweisen versucht hat, daß sich die Vorgänge bei der Entwickelung ganz anders abspielen, als man es nach der Evolutionstheorie gewöhnlich voraussetzte; auf der anderen Seite aber ist doch auch zu beachten, daß die von WOLFF an die Stelle der Präformation gesetzte neue Theorie der Epigenesis zwar einfach und aus wenigen Grundannahmen anscheinend folgerichtig entwickelt, aber doch ebenfalls unrichtig ist. Ganz verfehlt ist schon ihre Grundannahme, nach welcher die Pflanzen

und Tiere aus einem völlig unorganisierten Saft allein durch Wirkung seiner Vis essentialis hervorgehen sollen. Ueberlegt man sich genauer, wie durch Anziehung gleichartiger und Abstoßung ungleichartiger Säfte aus einem wie Wasser flüssigen Ausgangsmaterial ein menschlicher Organismus, ein Gehirn, ein Auge, ein Ohr entstehen soll, so heißt das doch der Vis essentialis Wirkungen zuschreiben, die ebenso wie die Konsequenzen der Einschachtelungslehre an das Wunderbare streifen. Was man später gegen den Begriff der Lebenskraft vorgebracht hat, das läßt sich alles ebenso auch von der eigentümlichen und wesentlichen Kraft WOLFF's sagen; sie hat mehr das Wesen einer Wunder- als einer Naturkraft.

Unsere heutigen Anschauungen über pflanzliche und tierische Organisation und Entwickelung sind daher auch von denen WOLFF's grundverschieden. Daraus soll ihm kein Vorwurf gemacht, aber wohl gezeigt werden, daß nach dem damaligen Stande der Naturerkenntnis in der Biologie, Physik und Chemie überhaupt die Elemente nicht gegeben waren, auf denen sich eine rationelle Entwickelungslehre errichten ließ.

Wenn WOLFF bei seinen Lebzeiten nicht seiner geistigen Bedeutung und seinen Leistungen entsprecheud gewürdigt wurde, so ist man, wie mir scheint, in unseren Tagen in den entgegengesetzten Fehler verfallen, man hat seiner Theorie der Generation eine Bedeutung für die Wissenschaft zugeschrieben, die wieder über das gerechte Maß hinausgeht.

So läßt sich das von KIRCHHOFF, dem Biographen WOLFF's, gefällte Urteil (1868): „Was KANT für die Philosophie, ist WOLFF für die Physiologie: der kritische, d. h. der allein den Namen verdienende Begründer", schon abgesehen von anderem allein aus dem Grunde nicht aufrecht erhalten, weil WOLFF's Schriften bekanntermaßen überhaupt nur einen sehr geringen Einfluß auf den weiteren Entwickelungsgang der Wissenschaft ausgeübt haben. Ebenso ist es ein Mythus, wenn, nach dem Vorgang von HUXLEY, WOLFF mit der Entdeckung der Zellentheorie in einen, wenn auch entfernten Zusammenhang gebracht wird. Denn die Vorstellung von organischen Elementarteilen, welche sich bei BUFFON und OKEN findet, ist der WOLFF'schen Gedankenwelt ein fremdes Element. Nach ihr bestehen ja Pflanzen und Tiere aus verschiedenen, mehr oder minder flüssigen und zum Teil fest gewordenen Substanzen, in welchen durch Saftströmung Wege (die Gefäße der Pflanzen und Tiere, die Drüsenkanäle etc.) und durch Saftablagerung kleine Vakuolen entstanden sind. Nur soweit dies eingetreten ist, schreibt WOLFF den Teilen überhaupt eine Organisation zu. Wo ist hier nur der geringste Anklang an eine Zellentheorie zu finden?

Wenn WOLFF's Theorie der Epigenesis sich aber auch in ihrer allgemeinen Fassung als unrichtig erwiesen hat und für uns jetzt nur noch ein historisches Interesse besitzt, in den unvergänglichen Besitz der Wissenschaft ist eine große Anzahl seiner Beobachtungen übergegangen, und diese übertreffen auf dem Gebiete der Embryologie an Genauigkeit und wissenschaftlicher Bedeutung weit die Leistungen eines MALPIGHI, HARVEY und HALLER auf dem Gebiete der Entwickelungsgeschichte. Sie sind hauptsächlich zusammengestellt in der 1768 zuerst in lateinischer Sprache veröffentlichten Abhandlung WOLFF's „Ueber die Bildung des Darmkanals im bebrüteten Hühnchen", von

welcher C. E. VON BAER nicht mit Unrecht sagt: „Es ist die größte Meisterarbeit, die wir auf dem Felde der beobachtenden Naturwissenschaften kennen.“ In ihr hat WOLFF in der That den unerschütterlichen Beweis geliefert, daß im Ei des Hühnchens die späteren Organe nicht als solche in kleinerem Maßstabe vorhanden sind, sondern daß sie sich erst allmählich bilden und daß insofern Entwickelung auf Epigenese beruht. Er stellte zum ersten Male die wirkliche Entwickelung des Darmes und Magens, des Nervenrohrs, der Brust- und Bauchwand, des Nabels und des Amnion fest. Er zeigte, daß das Bildungsmaterial für Magen und Darm anfangs eine flach ausgebreitete Membran ist, welche er, seiner Neigung folgend, pflanzliche und tierische Formbildung miteinander in geheime Beziehungen zu setzen, einem Pflanzenblatt verglich. WOLFF kann als der erste Begründer der wichtigen Keimblätterlehre bezeichnet werden.

Meisterhaft ist seine Beschreibung, wie aus dem Darmblatt eine „Darmrinne“ entsteht und wie schließlich die Ränder der Rinne nach der Medianebene zusammenrücken und zu einem Rohr verwachsen; er nennt den Vorgang ganz richtig auch schon eine Zusammenfaltung der Membran, wofür er an anderer Stelle (p. 173) auch das Wort Zusammenschnürung gebraucht. Eine seine Darstellung erläuternde Abbildung ist aus seinem Werk als Zinkographie (Fig. 4) hier reproduziert.

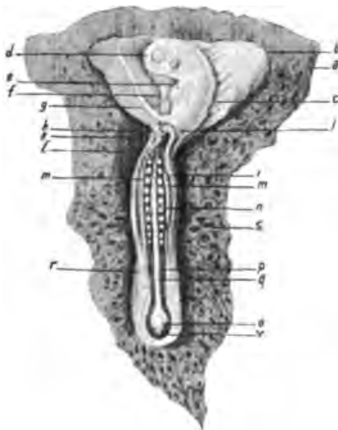


Fig. 4. Hühnerembryo, von unten betrachtet, nach K. FR. WOLFF (1768, T. XII, Taf. VII, Fig. 5).

a Areola pellucida. *b* Kopfscheide. *c* Pars embryonis supracardiaca. *d* Sinciput. *e* Cor. *f* Amnii veri primum tentamen. *g* Vena ascendens. *h* Vaginae capitis principium. *i* Limbus orificii cardiaci. *k* Orificium cardiacum. *l, l* Limbi abdominales. *m, m* Limbi interintestinales. *n* Rudimenta vertebrarum. *o* Extremitas spinae dorsalis. *p* Aperturae amnii primordium. *q* Medulla spinalis. *s* Vasorum vestigia. *v* In volucri caudae prima adumbratio.

In ähnlicher Weise läßt WOLFF das Nervenrohr entstehen, dessen Entwickelung er derjenigen des Darmrohrs vergleicht. Nicht minder trefflich ist seine Beschreibung der Nabelbildung und der Art und Weise, wie sich die Seitenplatten des Unterleibes „in das Amnion“ umschlagen, und wie durch ihr Zusammenwachsen Brust- und Bauchwand zustande kommt, die anfangs nicht vorhanden ist, so daß das Herz freiliegt.

Ahnend, daß die Zusammenfaltung von Membranen ein Vorgang ist, der sich bei verschiedenen Organen wiederholt, thut WOLFF den bedeutungsvollen Ausspruch: „Es scheint, als würden zu verschiedenen Zeiten und mehrere Male hintereinander nach einem und demselben Typus verschiedene Systeme, aus welchen dann ein ganzes Tier zusammengesetzt wird, gebildet, und als wären diese darum einander ähnlich, wenn sie gleich ihrem Wesen nach einander verschieden sind. Das System, welches zuerst erzeugt wird, zuerst eine bestimmte,

eigentümliche Gestalt annimmt, ist das Nervensystem. Ist dieses vollendet, so bildet sich die Fleischmasse, welche eigentlich den Embryo ausmacht, nach demselben Typus, beinahe wie ein zweites, in Hinsicht auf die äußere Gestalt dem ersten ähnliches Tier, durch Wiederholung desselben Zeugungsaktes. Darauf erscheint ein drittes, das Gefäßsystem, das gewiß dem ersteren nicht so unähnlich ist, daß nicht die als allen Systemen gemeinsam zukommend beschriebene Form in ihm leicht erkannt würde. Auf dieses folgt das vierte, der Darmkanal, der wieder nach demselben Typus gebildet wird und als ein vollendetes, in sich geschlossenes Ganze den drei ersten ähnlich erscheint" (1812, p. 148).

Mit gerechtem Stolz konnte Wolff von seiner Untersuchung sagen (1812, p. 58): „Was ich hier darlege, ist der erste Versuch dieser Art. Ich glaube, die erste Entstehung des Darmkanals dergestalt aufgefaßt zu haben, daß ich imstande bin, eine vollständige Darstellung der Art und Weise zu liefern, wie er von seinem ersten Anfange an sich bildet und sich allmählich bis zu seiner gänzlichen Vollendung entwickelt. Diese Theorie der Bildung des Darmkanals wird, wie ich hoffe, erfahrenen Naturforschern desto angenehmer sein, da sie sich beinahe ganz auf Beobachtungen oder wenigstens auf Schlüsse gründet, die unmittelbar wie Folgesätze aus den Beobachtungen abgeleitet werden." Im Gegensatz zu seinen beiden Erstlingsschriften ist Wolff in dieser Untersuchung offenbar bemüht, alle Spekulation in den Hintergrund treten und die Thatsachen für sich allein sprechen zu lassen. Er will nur genau die Art und Weise beschreiben, wie Brust, Unterleib und Becken, Magen und Darm gebildet werden; „die Ursachen aber, welche dies bewirken", bemerkt er selbst an einer Stelle, „haben wir nicht gesehen, und von diesen ist in dieser Abhandlung auch nicht die Rede" (1812, p. 229).

Von seinen Zeitgenossen wurde auch diese Schrift Wolff's wenig beachtet; erst nach seinem Tode wurde sie am Anfang des folgenden Jahrhunderts durch Meckel, der eine deutsche Uebersetzung von ihr veranstaltete, der Vergessenheit entrissen.

Ein ungleich größerer Erfolg in der Bekämpfung der Evolutionstheorie hat 30 Jahre nach dem Erscheinen von Wolff's Theoria generationis Blumenbach (1791) gehabt mit seiner 1789 herausgegebenen kleinen Broschüre „Ueber den Bildungstrieb". In witzigem und gefälligem Stil geschrieben, erlebte sie, obwohl sie an Tiefe und Reichtum der Gedanken hinter Wolff's Schriften weit zurücksteht, nach 2 Jahren eine neue Auflage, und Oken bezeichnete Blumenbach als den Forscher, der allen Evolutionen den ersten wahrhaft tödlichen Streich beigebracht habe, nach dem sie sicher nicht mehr aufleben werden außer in der Geschichte.

Ursprünglich selber ein Anhänger der Haller'schen Evolutionstheorie, wurde Blumenbach später ihr entschiedener Gegner, hauptsächlich bekehrt durch Experimente über Regeneration des Süßwasserpolypen. Mehr als durch Gründe erschütterte er die Einschachtelungslehre durch scharfen Witz und Ironie. Nach der Meinung eines Genfer Naturforschers, erzählt er, seien alle Menschen in der Welt von gleichem Alter, der Großvater nicht um einen Tag älter als sein neugeborener Enkel; mit Kain und Abel und 200000 Millionen der übrigen Menschen hätten wir 6000 Jahre zusammengesteckt, und hätten, doch nicht ganz ohne Bewegung, brach dagelegen; wir seien nach und nach sachte

gewachsen; wir konnten uns nämlich bei Kains Schwester schon ein bischen mehr ausdehnen, als bei ihrer Mutter, wo sie selbst nebst ihren Geschwistern noch bei uns lag und uns den Raum beengte; und so kriegten wir mit jeder neuen Entwickelung eines unserer Vorfahren ein geräumiger Logis, und das that uns wohl, da streckten wir uns immer mehr und mehr, bis endlich die Reihe der Entwickelung auch an uns kam" (1719, p. 58).

Den Einfall SWAMMERDAM's und SPALLANZANI's, daß das schwarze Fleckchen im Froschlaich schon die Kaulquappe sei, fertigt er ab als „die glücklichste Anwendung von der Logik des Bruder Peter im Märchen von der Tonne, der auch seinen Brüdern das hausbackene Brot für einen exquisiten Hammelbraten vordemonstrieren wollte". Gegen die Würde der Samentierchen aber wird als Argument geltend gemacht (p. 19), daß es kaum eine größere Unähnlichkeit gäbe, als zwischen den Samentierchen des Frosches und des Wassersalamanders, während „die Aehnlichkeit zwischen zwei Wassertropfen nicht ähnlicher sein kann, als zwischen den Samentierchen des Menschen und des Esels" in den Kupfern des Herrn VON GLEICHEN.

An die Stelle der Evolution setzt denn BLUMENBACH gleichfalls die Epigenese. Darunter versteht er die allmähliche Entstehung eines Organismus „aus dem zwar reifen, übrigens aber r o h e n, ungeformten Zeugungsstoff der Eltern". Damit das Werk zustande kommt, nimmt BLUMENBACH eine besondere, dem Zeugungsstoff innewohnende, bildende Kraft an, die von ihm Bildungstrieb oder Nisus formativus genannt wird, und welche bewirkt, daß der Stoff anfangs eine bestimmte Gestalt annimmt, dann lebenslang erhält, und wenn sie ja etwa verstümmelt worden ist, womöglich wieder herstellt. Er rechnet sie in die Reihe der Lebenskräfte (Kontraktilität, Irritabilität, Sensibilität etc.), von welchen sie aber, wie überhaupt auch von den allgemeinen physischen Kräften des Körpers, verschieden sei. Wenn der Bildungstrieb eine völlig widernatürliche Richtung befolgt, entstehen Mißgeburten. WOLFF's Vis essentialis und seinen Nisus formativus hält BLUMENBACH für verschiedene Lebenskräfte. —

Mit dem Ende des 18. Jahrhunderts ist die Herrschaft der Evolutionstheorie, welche in ihren Konsequenzen zur Einschachtelungslehre geführt hatte, vorüber und an ihre Stelle die Epigenesis als die führende Hypothese getreten. Eine neue Periode beginnt für die Entwickelungslehre, welche bis in unsere Jahre reicht, eine Periode, reich an Arbeit, reich an Ergebnissen. Ehe wir zu ihrer Darstellung übergehen, werfen wir noch auf den eben betrachteten 300-jährigen Zeitraum und auf den eigentümlichen Verlauf des in ihm sich abspielenden wichtigen Erkenntnisprozesses einen zusammenfassenden Rückblick.

Die Frage, was ist Zeugung, was ist Entwickelung eines Organismus, beschäftigt auf das lebhafteste tiefer denkende Forscher, um so lebhafter vielleicht, je schwieriger es war, mit den unzureichenden Forschungsmitteln der früheren Zeit in das Mysterium einzudringen. Durch geschickte Experimente und Beobachtungen gelingt es REDI, SWAMMERDAM, MALPIGHI und anderen zu zeigen, daß zahlreiche Tiere, von denen der Laienverstand annahm, sie entständen durch Urzeugung aus faulenden Substanzen, sich aus Eiern durch Elternzeugung entwickeln. Ein großer Fortschritt der Naturerkenntnis wurde so in dem Satz „Omne vivum ex ovo" (HARVEY) festgelegt. Ein Meister in der

Zergliederungskunst, SWAMMERDAM, drang erfolgreich in den Bau der Eier, der Raupen und Puppen bei den Insekten ein und zog aus seinen Beobachtungen den Schluß, daß dieselben Organe, wie in der Imago, auch schon in der Puppe, in der Raupe und im Ei vorhanden seien, daß demnach Raupe, Puppe und Imago nicht verschiedene Arten von Geschöpfen, die durch eine Art Verwandlung auseinander entstehen, sondern nur verschiedene Entwickelungsstadien ein und derselben Tierart seien. Er wie MALPIGHI lieferten so das Thatsachenmaterial für die Evolutionstheorie, von welcher daher die alten Forscher wohl sagen konnten, sie sei aus der Beobachtung der Natur selbst abstrahiert.

Doch in diesen vermeintlichen Thatsachen lag eine große Schwierigkeit, wenn man die Frage aufwarf, woher stammt das kleine Geschöpf im Ei? Hiermit war der Anstoß zur Einschachtelungstheorie gegeben; denn wenn der werdende Organismus en miniature im Ei schon im Eierstock der Mutter vorhanden ist, was lag näher als der Schluß, daß die Mutter, welche doch auch aus einem Ei sich entwickelt hat, ebenfalls schon im Eierstock der Großmutter vorhanden war, und so fort in endlosem Prozeß? Der Philosoph MALEBRANCHE zog diese Konsequenz, auf die Relativität des Begriffes „Größe“ und auf die unendliche Teilbarkeit der Materie hinweisend.

Eine neue Schwierigkeit entstand mit der Entdeckung der Samenfäden durch LEEUWENHOEK, da sich jetzt recht gut die Ansicht verteidigen ließ, daß eher als das Ei der Samenfaden das präformierte Geschöpf sei; sie schien durch die Entdeckung der Parthenogenese vorübergehend beseitigt. Doch auch so blieben der Schwierigkeiten noch viele bestehen, mit welchen wir ernsthafte Forscher, wie BONNET, HALLER u. a., sich abmühen sehen, die Schwierigkeit, daß vom Vater Eigenschaften auf das Ei übertragen werden, die Thatsache der Bastardzeugung, die von BONNET und HALLER wohl bemerkte Thatsache, daß embryonale Organe eine vielfach andere Beschaffenheit, als im fertigen Zustand haben, die Thatsache der Regeneration, alles Schwierigkeiten, welche man durch Hilfshypothesen zu heben versuchte. Doch alle diese Anstrengungen, zu einer richtigeren Auffassung des Keimbegriffes auf dem einmal eingeschlagenen Wege zu gelangen, blieben vergeblich. Die Vorstellung, welche wir mit dem Begriff „Anlagesubstanz“ jetzt verbinden, war bei der damaligen Einsicht in die Struktur der Organismen, und bei der Unkenntnis der Thatsachen, aus denen wir erst diesen Begriff entwickelt haben, wohl noch nicht an der Zeit.

Daß ein Weg der Erkenntnis, der in seinen Konsequenzen in dunkele Finsternis führt, wie selbst HALLER einräumt, Zweifel an seiner Richtigkeit wachrufen muß, ist verständlich; daher denn zu verschiedenen Zeiten neue Anstrengungen gemacht wurden, das Rätsel der Zeugung und Entwickelung in anderer Weise zu lösen. Der Präformation in ihren verschiedenen Formen werden Theorieen der Epigenese in manchen Variationen gegenübergestellt. BUFFON kommt auf die Idee einer Zusammensetzung des Organismus aus kleineren Elementarorganismen, die wieder aus lebenden organischen Molekülen bestehen. Er betrachtet sie als eine unzerstörbare Bildungsmaterie für Pflanzen und Tiere, die in der ganzen Natur zerstreut ist, und welche als Nahrung von Pflanzen und Tieren aufgenommen, sowohl

zu ihrem Wachstum dient, als auch in ihnen wieder wie in einem Modell zu neuen Individuen derselben Art vereinigt wird.

Während BUFFON, mehr Schriftsteller als Forscher, sich bei seinen kühnen Hypothesen ohne thatsächliche Unterlage beruhigt, wird durch den ihn quälenden Zweifel CASP. FRIEDR. WOLFF als echte Forschernatur angeregt, sich in die Entwickelung des Hühnchens zu vertiefen mit derselben ausdauernden Entsagung, wie vor ihm SWAMMERDAM. Durch Thatsachen beweist er, daß im Hühnerei die Organe nicht wie es die Evolutionisten annahmen, präformiert sind, sondern sich allmählich bilden; er legt so die ersten festen Fundamente für eine rationelle Entwickelungsgeschichte der einzelnen Organe und giebt den Anstoß zur Keimblättertheorie. Aber ebenfalls mit den Unzulänglichkeiten der Beobachtungsmittel kämpfend, verfällt er bei der Frage nach der ersten Entstehung eines Organismus in den entgegengesetzten Fehler wie die Evolutionisten. Während diese eine Organisation des Keimes annahmen, welche zwar in der von ihnen gelehrten Weise falsch, aber in anderer Weise doch wirklich vorhanden ist, leugnet WOLFF eine solche überhaupt ganz und gerät mit seiner Lehre einer Epigenese aus einem rohen Zeugungsstoff, einem wie Wasser flüssigen Saft, auf einen der Einschachtelungslehre entgegengesetzten Abweg. So wird er genötigt, seine Vis essentialis das Wunderwerk verrichten zu lassen, welches die Evolutionisten der Weisheit und Allmacht eines Schöpfers glaubten anvertrauen zu müssen. Auch die Epigenesisten konnten nicht die richtige Vorstellung finden, was Anlage eines Organismus und was Entwickelung ist.

In eigentümlicher Mischung sehen wir so Irrtum und Wahrheit in den Vorstellungen der Evolutionisten und der Anhänger der Epigenesis verteilt. Die Evolutionisten hatten vollkommen recht, wenn sie eine Organisation des Lebenssubstrates auch im Eizustand behaupteten und lehrten, daß schon im Eierstock der zukünftige Organismus als Ei auf seine weitere Entwickelung harre. Noch heute können wir mit BONNET sagen: „Können wir nicht einmal die Bildung einer einfachen Fiber mechanisch erklären, so daß die Vernunft nichts dagegen einzuwenden hätte, wie wollen wir denn auf gleiche Art die Reproduktion so zusammengesetzter Organe, als die meisten Insekten haben, erklären? Nach welcher Mechanik soll sich wohl ein Zahn, ein Fuß, ein Auge u. s. w. bilden? „Und in Bezug auf eine Entstehung aus rohem Bildungsstoff muß auch heute unser Ausspruch lauten: Nulla est epigenesis.“

Wie die Ovisten mit ihrem Ausspruch, daß das Ei der Organismus sei, so hatten nicht minder auch die Animalculisten recht, wenn sie dasselbe vom Samenfaden behaupteten. Die mangelnde Einsicht liegt in gewissem Sinne auf BLUMENBACH's Seite, sowohl wo er die Evolutionisten mit dem Peter in der Tonne vergleicht, als wo er von der Lehre über die Samenfäden spricht: „Noch weit unbegreiflicher ist es, wie andere Männer die in einem stagnierenden tierischen Safte zu erwartenden Würmchen zu beseelten Keimen künftiger Menschen und Tiere haben hinaufwürdigen und erheben dürfen“, und wo er „Zweifel äußert, die sich gegen eine so seltsame Behauptung empören“.

Dagegen fällt in dem Streite die Palme des Siegers wieder den Anhängern der Epigenesislehre zu, sowohl wenn WOLFF und BLUMENBACH das erkünstelte Wunderwerk der Einschachtelungshypothese kritisieren, als namentlich auch wenn WOLFF durch Thatsachen be-

weist, daß die einzelnen Organe des ausgebildeten Geschöpfes nicht als solche im Ei vorhanden sind, und sich an die Arbeit macht, um zu zeigen, wie sie sich bilden.

So kommt die Wahrheit im Widerspruch der Meinungen erst allmählich und auf Umwegen zur Erscheinung, in demselben Maße, als durch gehäufte Beobachtungen und durch Verbesserung der Methoden das Thatsachenmaterial zunimmt.

II. Die Entwickelungslehre im 19. Jahrhundert.

Mehr als jemals zuvor ist das Studium der Entwickelungslehre im 19. Jahrhundert durch zahlreiche Untersuchungen und durch bahnbrechende Entdeckungen gefördert worden. Hierbei machen sich zwei Forschungsrichtungen geltend, die wir als morphologische und als physiologische getrennt besprechen wollen, da ihre Methoden und Aufgaben verschiedene sind.

I. Die morphologische Richtung.

Zur besseren Uebersichtlichkeit wird es dienen, wenn wir zwei Perioden unterscheiden, von denen die erste bis zur Begründung der Zellentheorie, die zweite bis zur Gegenwart reicht.

a) Die erste Periode.

Die morphologische Richtung der Entwickelungslehre verdankt ihren raschen Aufschwung am Anfang unseres Jahrhunderts zum großen Teil der vergleichenden Methode. Je mehr die Einzelkenntnisse sich durch Untersuchungen von Tieren aus den verschiedensten Stämmen und Klassen ins Unendliche erweiterten, um so mehr erwachte auch bei Zoologen und Anatomen die Erkenntnis, daß die Wissenschaft sich nicht auf die Beschreibung des einzelnen Naturobjekts beschränken dürfe, sondern durch den Vergleich der Lebewesen und ihrer Organe zur Aufstellung allgemeiner Gesetze der Formbildung und der Entwickelung der Lebewelt vordringen müsse. Auf diesem Wege trat am Ende des vorigen und am Anfang des 19. Jahrhunderts eine grundlegende Reform des tierischen Systems durch die Ausbildung der Typenlehre ein, um welche sich hauptsächlich CUVIER und C. E. VON BAER verdient gemacht haben; es entstand als ein sehr verheißungsvoller Wissenszweig die vergleichende Anatomie, die in Frankreich durch VICQ. D'AZYR, G. ST.-HILAIRE und namentlich wieder durch CUVIER, den man auch den Vater der vergleichenden Anatomie genannt hat, in Deutschland aber durch OKEN und J. FR. MECKEL, den „deutschen CUVIER“, gefördert wurde.

Die Methode, die in Zoologie und Anatomie sich als fruchtbringend erwiesen hatte, wurde es nicht minder auch auf dem Gebiete der Entwickelungslehre; man verglich die Embryonen der verschiedenen Tiere und ihre Organe sowohl untereinander als auch mit den vollendeten niederen und höheren Formen des tierischen Systems. So brach sich

neben der rein beschreibenden eine mehr philosophische Betrachtungsweise der Tierwelt Bahn, hie und da in einer etwas tumultuarischen Weise, was sich namentlich von der naturphilosophischen Schule, die durch Oken in Deutschland begründet wurde, sagen läßt. Allgemeine Gesetze wurden aufgestellt, viele zwar unreif und übereilt, aber trotzdem nicht ohne Förderung für die weitere Entwickelung der Wissenschaft, weil durch sie doch in das Chaos eines sich anhäufenden, zusammenhangslosen Wissensmaterials leitende und die Einzelheiten zusammenfassende Ideen eingeführt wurden. Unter diesen verdanken wir der Naturphilosophie auch die Einführung des Descendenzprinzips in die morphologische Forschung, des Prinzips, daß von den zahlreichen Pflanzen- und Tierarten die höheren aus den niederen Formen im Laufe der Erdentwickelung allmählich entstanden sind.

Der fruchtbringende Gedanke wurde in vortrefflicher Weise von dem großen Lamarck in seiner „Philosophie zoologique" durchzuführen und zu begründen versucht. Auch gewann er bald eine mächtige Stütze in der vergleichenden Embryologie.

Schon mehreren Forschern (Kielmeyer, Oken, Tiedemann, Carus, Blainville) war es aufgefallen, daß die Embryonen der höheren Tiere eine große Aehnlichkeit und Uebereinstimmung in ihrem Bau mit den bleibenden Formen der niederen Tiere besitzen. Besonders aber hat sich J. Fr. Meckel am Anfang unseres Jahrhunderts bemüht, „die Parallele zwischen der Entwickelung des Embryo der höheren Tiere und der Tierreihe", also einen Kreis von Vorstellungen, welchen Haeckel unter dem Namen des biogenetischen Grundgesetzes zusammengefaßt hat, in verschiedenen Schriften eingehender zu begründen.

In seinem System der vergleichenden Anatomie stellt Meckel den Grundsatz auf und sucht ihn gegen Einwürfe zu verteidigen (1821, Bd. I, p. 396), daß die Entwickelung des einzelnen Organismus nach denselben Gesetzen als die der ganzen Tierreihe geschehe, daß also das höhere Tier in seiner Entwickelung dem Wesentlichen nach die unter ihm stehenden, bleibenden Stufen durchläuft, wodurch die periodischen und Klassenverschiedenheiten aufeinander zurückgeführt werden. So entspreche offenbar der Embryo eines mit Gliedmaßen versehenen Tieres, solange er ohne Gliedmaßen ist, in Bezug auf diesen Teil seines Baues denen, welche derselben beständig entbehren; der Embryo des warmblütigen Tieres, solange seine beiden Herzkammern vereinigt sind, dem kaltblütigen durch diesen Umstand u. s. w. So lange ein gewisses Organ eine gewisse, einer niedrigeren Klasse bleibend zukommende Form hat, gehöre offenbar der Embryo des höheren Tieres in Bezug auf dieses Organ dieser niedrigeren Klasse an (l. c. p. 412).

In Bezug auf den Menschen aber heißt es, „ob der menschliche Embryo alle oder nur einige Bildungsstufen durchlaufe, sei völlig gleichgiltig, sobald sich nur aus sicheren Thatsachen ergebe, daß er deren mehrere und daß er sie immer durchlaufe, daß also jene Aehnlichkeiten nicht zufällige seien" (l. c. p. 411).

Ferner erblickt Meckel einen Beweis für die Richtigkeit der von ihm aufgestellten Parallele noch in dem Umstande, „daß der Embryo der höheren Tiere die verschiedenen Stufen in derselben Ordnung durchläuft als sie in der Tierreihe aufwärts steigen, so daß seine früheren Formen den niedrigeren, die späteren den höheren der unter

seiner Art stehenden Organismen entsprechen" (l. c. p. 415). „Dieses Gesetz gelte in der That ohne Ausnahme für alle Organe und beweise, daß man nicht bloß von Entwickelungsstufen, Formveränderungen überhaupt, sondern von einer, der Entwickelung in der Tierreihe parallel laufenden Entwickelung der einzelnen Organismen reden müsse" (l. c. p. 416).

Die Mannigfaltigkeit in den Erscheinungen der Organismenwelt sucht MECKEL teils auf innere, in der Natur der Organismen begründete, teils auf äußere Ursachen, welche als Einflüsse auf sie wirken, zurückzuführen.

Auch zur Erklärung der Mißbildungen wurde das neuentdeckte Gesetz herangezogen. In den meisten derselben sah MECKEL die Folge eines Stillstandes der Entwickelung auf einer früheren Bildungsstufe, daher er denn auch für sie den Namen Hemmungsmißbildung einführte.

Es liegt auf der Hand, daß der embryologischen Forschung durch diese Lehre neue und feste Ziele klar vorgezeichnet waren; galt es doch nach der Entwickelung jedes einzelnen Tieres die niederen und höheren Stufen der Entwickelung genau zu untersuchen, die eine von der anderen abzuleiten und sie mit den niederen und höheren Formzuständen zu vergleichen, welche uns das Tierreich darbietet und Gegenstand der vergleichend-anatomischen Forschung sind. Entwickelungsgeschichte und vergleichende Anatomie haben fortan ihren Bund geschlossen, welcher für den Fortschritt der Wissenschaft so überaus förderlich geworden ist.

Die Lehre von der Parallele zwischen der „individuellen Metamorphose" und „der Metamorphose des Tierreiches" (C. E. v. BAER, 1828, p. 201) war am Anfang unseres Jahrhunderts unter Anatomen und Physiologen weit verbreitet. Als Gewährsmann hierfür sei C. E. v. BAER citiert (1828, p. 199). „Wenige Darstellungen von Verhältnissen in der organischen Welt" erzählt er, „haben so viel Beifall gefunden, als die, daß die höheren Tierformen in den einzelnen Stufen der Entwickelung des Individuums vom ersten Entstehen an bis zur erlangten Ausbildung den bleibenden Formen in der Tierreihe entsprechen, und daß die Entwickelung der einzelnen Tiere nach denselben Gesetzen, wie die der ganzen Tierreihe, erfolge, das höher organisierte Tier also in seiner individuellen Ausbildung dem Wesentlichen nach die unter ihm stehenden, bleibenden Stufen durchläuft, so daß die periodischen Verschiedenheiten des Individuums sich auf die Verschiedenheiten der bleibenden Tierformen zurückführen lassen." Diese Idee, lebendig geworden zu einer Zeit, wo außer von MALPIGHI und WOLFF noch keine zusammenhängenden Untersuchugen über die früheren Perioden der Entwickelungsgeschichte irgend eines Tieres angestellt waren, und vorzüglich durchgeführt von einem Manne, der über die Entwickelungsgeschichte der höheren Organismen wohl die meisten Kenntnisse besaß (MECKEL), konnte nicht umhin, große Teilnahme zu erregen, da sie von einer Menge specieller Beweise unterstützt wurde. Sie gewann noch mehr Gewicht, da sie sich fruchtbar erwies, indem eine Reihe Mißbildungen verständlich wurde, wenn man sie als Folge eines partiellen Stehenbleibens der Entwickelung auf

früheren Bildungsstufen betrachtete. — Kein Wunder also, daß sie mit Wärme aufgenommen und schärfer durchgeführt wurde."

Welch reges Interesse zumal in Deutschland embryologischen Untersuchungen entgegengebracht wurde, ist aus zahlreichen Aussprüchen zu ersehen, welche sich aus der Litteratur der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts leicht zusammenstellen lassen. „Mit Verwunderung sahen wir uns", erklärt Pander (1817, p. 29) in Bezug auf entwickelungsgeschichtliche Forschungen, „auf den fremden Boden einer neuen Welt versetzt." „Die Entwickelungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper", heißt es in dem viel citierten Ausspruch von C. E. von Baer (1828, p. 231). „Bei jedem Schritte findet sie ihre Anwendung, und alle Vorstellungen, welche wir von den gegenseitigen Verhältnissen der organischen Körper haben, werden den Einfluß unserer Kenntnis der Entwickelungsgeschichte erfahren." „Die Entwickelungsgeschichte giebt dem Philosophen, bemerkt in ähnlicher Weise Huschke (1832, p. 1), „den Stoff zur Ausführung eines festen Gebäudes des organischen Lebens. Man sollte jedes Organ, jeden Stoff ja auch jede Thätigkeit nur immer mit der Frage untersuchen, wie sind sie entstanden." Seine „anatomisch-philosophischen Untersuchungen etc." beginnt Rathke mit einem Lob der Entwickelungsgeschichte. „Um die Gesetze, welche der tierischen Schöpfung zu Grunde liegen, zu erforschen, müsse man nicht nur die völlig ausgebildeten Tiere ins Auge fassen, sondern seine Aufmerksamkeit auch den in Bildung begriffenen zuwenden. Denn hier sehe man ein Organ sich von einem einfachen allmählich in ein zusammengesetztes umwandeln. Auch müssen ja begreiflicherweise sich an dem, was noch in der Bildung begriffen ist, die Bildungsgesetze leichter erkennen lassen, als an dem, was schon fertig dasteht."

Endlich sei auch noch aus der Untersuchung über die Visceralbogen der Wirbeltiere etc. der Ausspruch von Reichert (1837) angeführt: „Die Entwickelungsgeschichte ist es, welche, wie mein großer Lehrer (Joh. Müller) sagte, das Richteramt über die komparative Anatomie zu führen hat."

Dank diesem lebendig gewordenen Interesse für das Studium der Entwickelungsgeschichte erschien in den ersten Decennien des 19. Jahrhunderts eine Reihe höchst bedeutsamer Untersuchungen, unter denen an erster Stelle die Arbeiten von Pander und C. E. von Baer zu nennen sind. Beide Forscher, Deutschrussen von Geburt und eng miteinander befreundet, wandten sich nach Würzburg, um sich von Döllinger in das Studium der Biologie tiefer einführen zu lassen, und wurden durch seinen Rat und Einfluß dazu bestimmt, die Entwickelungsgeschichte des Hühnchens von neuem eingehend zu bearbeiten. So entstand in Würzburg, wie C. E. von Baer (1828, p. V) uns selbst erzählt, „jene für die Naturwissenschaft ewig denkwürdige Verbindung, in welcher ein in physiologischen Forschungen ergrauter Veteran (Döllinger), ein von Eifer für die Wissenschaft glühender Jüngling (Pander) und ein unvergleichlicher Künstler (Dalton) sich verbanden, um durch vereinte Kräfte eine feste Grundlage für die Entwickelungsgeschichte des tierischen Organismus zu gewinnen".

C. E. von Baer selbst war durch äußere Verhältnisse zunächst verhindert, sich an den Untersuchungen zu beteiligen, doch folgte er der Arbeit seines Jugendfreundes Pander mit solchem Interesse,

daß er dadurch dem Studium der Entwickelungsgeschichte für immer gewonnen wurde.

Pander veröffentlichte seine Untersuchungen, die seit Caspar Friedrich Wolff's Schrift wieder die erste bedeutende Leistung auf dem betreffenden Gebiete sind, 1817 als Doktordissertation in lateinischer und gleich darauf auch in deutscher Sprache unter dem Titel: „Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Ei". Noch in klarerer Weise, als es schon durch C. F. Wolff geschehen war, legte er in ihnen die Grundlage für die Keimblättertheorie. Es gelang ihm, die Keimhaut des 12 Stunden bebrüteten Eies nach Maceration in Wasser in 2 Schichten zu trennen, welche er als seröses Blatt und als Schleimblatt unterschied, und zwischen denen er später noch eine dritte Schicht, das Gefäßblatt, sich anlegen ließ. „Mit der Bildung der Keimhaut", bemerkt Pander (1817, p. 6), „ist zugleich die ganze Entwickelung des Hühnchens im Ei begründet, welche von nun an, rastlos fortschreitend, nur auf diese sich bezieht; denn was auch immer Merkwürdiges in der Folge sich zutragen mag, so ist es nie für etwas anderes als eine Metamorphose dieser mit unerschöpflicher Fülle des Bildungstriebes begabten Membran und ihrer Blätter anzusehen." Er suchte festzustellen, wie sich aus den einzelnen Blättern die späteren Organe hervorbilden, und erkannte als erster dabei klar die so wichtige Rolle, welche fast überall bei der Organogenese das Prinzip der Faltenbildung, Ausstülpung und Abschnürung spielt. Die hierauf bezüglichen Sätze sind so meisterhaft abgefaßt, daß sie wohl im Wortlaut hier wiedergegeben zu werden verdienen (1817, p. 6):

„Die Keimhaut selbst bildet allein durch den einfachen Mechanismus des Faltens den Leib und die Eingeweide des Tieres. Ein zarter Faden setzt sich als Rückenmark an ihr an, und kaum ist dieses geschehen, so schlägt sie die ersten Falten, welche selbst dem Rückenmark den Sitz anweisen mußten, als Hülle über das kostbare Fädchen, auf diese Weise die erste Grundlage des Leibes bildend. Hiernach geht sie in neue Falten über, welche im Gegensatz zu den ersten die Bauch- und Brusthöhle mit Inhalt gestalten. Und zum dritten Male sendet sie Falten aus, um den aus ihr und durch sie gebildeten Foetus in passende Hüllen einzuwickeln. Daher es denn niemand befremden mag, wenn im Verlaufe unserer Erzählung so viel von Falten und Umschlägen die Rede ist."

Pander hat die in so rühmlicher Weise begonnenen embryologischen Untersuchungen später selbst nicht weiter fortgeführt, dagegen war jetzt C. E. von Baer, der Pander's Forschungen mit veranlaßt und verfolgt hatte, mit so großem Interesse für die Entwickelungsgeschichte erfüllt worden, daß er fortan ihr Studium zur Hauptaufgabe seines Lebens machte. 1819 ging er in Königsberg an die ersten eigenen Beobachtungen, die zunächst nur auf ein Verständnis von Pander's Untersuchungen gerichtet waren (1828, p. VI); mit unermüdlicher Ausdauer setzte er sie jahrelang fort, hauptsächlich von der Idee geleitet, „welche gleich einem leuchtenden Strahle durch seine Seele schoß, wie der Typus im Baue der Wirbeltiere sich allmählich im Embryo ausbildet" (l. c. p. VII). Erst im Jahre 1828 begann er den ersten Teil seiner Untersuchungen zu veröffentlichen unter dem Titel: Ueber Entwickelungsgeschichte der Tiere, Beobachtung und Reflexion. Der zweite Teil, auch noch nicht ganz vollendet, erschien sogar erst 1837.

Beide Teile bilden nicht nur das Hauptwerk der wissenschaftlichen Thätigkeit von Baer, sondern überhaupt das Fundament, auf welchem die ganze moderne Entwickelungslehre ruht.

Mit Recht konnte daher Huxley über Baer's Buch „Entwickelungsgeschichte der Tiere" den Ausspruch thun, „es enthalte die tiefste und gesündeste Philosophie der Zoologie und der Biologie überhaupt, die jemals der Welt geschenkt worden sei". Und ebenso muß man Kölliker (1879, p. 14) beipflichten, wenn er sagt: „Baer's Werke dürfen sowohl wegen des Reichtums und der Vortrefflichkeit der Thatsachen, als auch der Gediegenheit und Größe der allgemeinen Betrachtungen halber unbedingt als das Beste bezeichnet werden, was die embryologische Litteratur aller Zeiten und Völker aufzuweisen hat."

Unter den Entdeckungen Baer's steht obenan seine Auffindung des Eies der Säugetiere, die in der kleinen Schrift „De ovi mammalium et hominis genesi" (1827) veröffentlicht wurde. Während bis dahin noch die auf p. 8 dargestellte Lehre von Regnier de Graaf herrschte, zeigt er zum ersten Male auf der Naturforscherversammlung in Berlin an Präparaten, daß erst in der Wand des Graaf'schen Bläschens das außerordentlich viel kleinere Ei der Säugetiere eingeschlossen ist.

In seinem Hauptwerke über Entwickelungsgeschichte der Tiere hat Baer am eingehendsten die Entwickelung des Hühnchens vom Anfang der Bebrütung bis zum Ausschlüpfen aus dem Ei untersucht, daneben aber auch zahlreiche Beobachtungen an Vertretern anderer Wirbeltierklassen, an Säugetieren, Amphibien und Fischen angestellt. An Pander anknüpfend, hat er die Keimblättertheorie weiter ausgebaut. Pander's seröses und Schleimblatt bezeichnet er als das animale und das vegetative. Jedes von ihnen läßt er sich abermals in 2 Schichten sondern oder spalten; das animale Keimblatt in die Hautschicht und die Fleischschicht, und ebenso das vegetative Blatt in die Gefäßschicht und die Schleimschicht. Durch Zusammenfalten entwickeln sich aus den 4 Schichten Röhren, welche Baer die Primitivorgane des tierischen Körpers nennt, da sie alle einzelnen Organe der Anlage nach enthalten und sich allmählich aus ihrer Wand hervorbilden lassen. So geht die Hautschicht in die Hautröhre und in die Nervenröhre über; aus der Gefäß- und Schleimschicht formt sich zugleich mit seinem Gekröse der Darmkanal, an dem daher auch ein Schleimhautrohr und ein Gefäßrohr unterschieden werden kann. Die Fleischröhre endlich liefert eine Doppelröhre für die Rücken- und für die Bauchwand.

Um sich die Entstehung des Körpers verständlich zu machen, weist Baer (1828, p. 65—67) darauf hin, daß der Wirbeltierkörper symmetrisch gebaut sei, und daß man sich daher alle Primitivorgane aus 2 Hälften verwachsen denken könne. Er empfiehlt, ein Wirbeltier von oben herab in der Mittelebene bis in die Nervenröhre zu spalten, ohne mit dem Schnitt die untere Wand der letzteren zu treffen, und es dann ebenso von der unteren Fläche aus in der Mittelebene bis in die Darmröhre zu spalten. Wenn man dann die durch Spaltung erhaltenen Teile platt auseinanderlege, so bekomme man ein Tier, zusammengesetzt aus einer plattenförmigen Rückenhälfte und einer ebensolchen Bauchhälfte, die beide noch in der Achse untereinander zusammenhängen. Die Platten könne man sich dann noch weiter ver-

einfacht denken, und so würde man schließlich einen einfachen Keim, wie es die Keimscheibe des Vogels sei, erhalten.

Wie aus den oben genannten Primitivorganen die zahlreichen Organe des Wirbeltierkörpers, wie Drüsen, Sinneswerkzeuge etc. angelegt werden, hat BAER ebenfalls in jahrelanger Beobachtung festzustellen versucht; daß ihm hierbei viele Vorgänge dunkel geblieben sind, wird man begreiflich finden, wenn man die von ihm angewandten noch einfachen Methoden der Untersuchung berücksichtigt. So ist ihm z. B., von manchem anderen abgesehen, die Entstehung des Nervenrohrs nicht ganz klar geworden, und er irrte, indem er das Hörbläschen, in ähnlicher Weise wie das Auge, durch eine Ausstülpung von dem letzten Hirnbläschen gebildet werden ließ. Doch das sind untergeordnete Einzelheiten im Vergleich zu der meisterhaften Gesamtdarstellung, welche BAER von dem Entwickelungsprozesse zum ersten Male gegeben hat.

Seine allgemeinen Erörterungen über das Wesen des Entwickelungsprozesses hat BAER in mehreren Scholien und Korollarien der Darstellung seiner Befunde angefügt. Drei Hauptergebnisse sind daraus hervorzuheben. Das eine betrifft seine Stellungnahme zur Theorie der Evolution und Epigenesis. BAER ist weder Anhänger der einen noch der anderen, sondern nimmt eine Mittelstellung zwischen beiden ein. Wie er nicht ansteht, die Einschachtelungslehre als eine Hypothese zu bezeichnen, die an Unsinn grenzt, obwohl sie sehr ausgezeichnete Naturforscher zu Verteidigern gehabt habe (1837, p. 6), so erklärt er sich doch ebenso entschieden gegen die Ansicht, als ob in der Entwickelung der Organismen zu irgend einer Zeit eine wirkliche Neubildung stattfände. Vielmehr beruhe jede Entwickelung auf Wachstum und Umbildung eines bereits Vorhandenen (1828, p. 156). „Ich will zeigen“ — erklärt BAER an einer Stelle (1837, p. 8) — „daß die organischen Körper weder vorgebildet sind, noch auch, wie man sich gewöhnlich denkt, aus ungeformter Masse in einem bestimmten Momente plötzlich anschießen.“ „Aus einem Homogenen, Gemeinsamen bildet sich allmählich das Heterogene und Specielle hervor“ (1837, p. 153), oder mit anderen Worten: „Alles Einzelne ist früher in einem Allgemeinen mit enthalten“ (p. 156). „Ein jedes Organ ist also ein modifizierter Teil eines allgemeineren Organs, und in dieser Hinsicht kann man sagen, daß jedes Organ schon in den Fundamentalorganen enthalten ist und zwar mit seinem ganzen Umfange“ (p. 157). So ist der Atmungsapparat z. B. ein besonders hervorgewachsener, ursprünglich nur sehr kleiner Teil der Schleimhautröhre; er war also in der Schleimhautröhre schon enthalten und zwar in seinem ganzen Begriffe. „Die Entstehung eines Organes ist wie die Entstehung des Embryo nur der Anfang des Wachstums und das Wachsen eine Fortsetzung der Entstehung, die aber nur scheinbar ist und auf Umbildung beruht“ (p. 158). Den Keim bezeichnet daher BAER (1828, p. 224) „als das unausgebildete Tier selbst“, und bei niederen Tieren nennt er „das Zeugen die unmittelbare Verlängerung des Wachstums über die Grenzen des Individuums hinaus“ (p. 150). Ueberhaupt kann nach seiner Auffassung „die Beobachtung die strengste materialistische Lehre widerlegen und den Beweis führen, daß nicht die Materie, wie sie gerade angeordnet ist, sondern die Wesenheit der zeugenden Tierform (die

Idee nach der neuen Schule) die Entwickelung der Frucht beherrscht" (p. 148). Mit Entschiedenheit tritt somit BAER für die Kontinuität des Lebensprozesses in der Reihe der durch Zeugung auseinander hervorgehenden Generationen der Geschöpfe ein.

Das zweite Hauptergebnis ist die Begründung der Typenlehre, durch welche eine grundlegende Reform der tierischen Systematik herbeigeführt wurde. Wie CUVIER, so erkannte auch BAER gleichzeitig und unabhängig von ihm, daß auf Grund der vergleichenden Anatomie der Organe die Tiere in 4 größere Stämme, die sich durch den Typus ihrer Organisation unterscheiden, eingeteilt werden müssen. Unter Typus versteht er das Lageverhältnis der organischen Elemente und der Organe (1828, p. 208). Hierbei thut er aber zugleich einen wichtigen Schritt über CUVIER hinaus, dadurch daß er die Typenlehre auch entwickelungsgeschichtlich begründet und eine noch innigere Verbindung zwischen Entwickelungslehre und vergleichender Anatomie herbeiführt, als es schon durch MECKEL geschehen war.

Durch das Studium der Entwickelung verschiedener Tiere erkannte BAER zum ersten Male, daß im Laufe der Entwickelung am frühzeitigsten die typischen Unterschiede im Lageverhältnisse der hauptsächlichen Organsysteme angelegt werden, so daß sich am frühesten feststellen läßt, welchem Typus der einzelne Keim angehört, daß dann erst die Ordnungs- und Gattungscharaktere und zuletzt die Speciesunterschiede hervortreten.

Von seinem umfassenden Standpunkt aus unterschied C. E. VON BAER in ähnlicher Weise wie CUVIER 4 Haupttypen des Tierreiches (p. 209), den Typus der Wirbeltiere, der Mollusken, der Gliedertiere und der Strahltiere. Er beseitigte dadurch die weitverbreitete Vorstellung von einer einreihigen Anordnung der Tiere, die, vom Infusor beginnend, bis zum höchst organisierten Endglied der Kette, dem Menschen, fortschreitet.

Außer dem Typus der Organisation unterschied ferner BAER noch als ein sehr wichtiges Verhältnis „den Grad der Ausbildung des tierischen Körpers" (p. 207). Derselbe kann wieder bestehen in einem größeren oder geringeren Maße der morphologischen und der histologischen Sonderung, eine ebenfalls wichtige Unterscheidung, welche BAER zuerst in die Entwickelungslehre eingeführt hat. Die morphologische Sonderung beruht auf der fortschreitenden Differenzierung der Primitivorgane in ungleichwertige und verschieden funktionierende Abschnitte, wie z. B. des Darmrohrs in Magen, Dünn- und Dickdarm, in Lunge, Leber, Pankreas u. s. w. Die histologische Sonderung dagegen wird dadurch herbeigeführt, daß sich innerhalb der zuerst gleichförmigen Substanz der embryonalen Organe die verschiedenen Gewebe, Epithel-, Bindegewebe, Knorpel, Knochen, Nerven- und Muskelfasern absondern (p. 154).

Da Typus und Stufe der Ausbildung etwas durchaus Verschiedenes sind, so kann „derselbe Typus in mehreren Stufen der Ausbildung bestehen und umgekehrt dieselbe Stufe der Ausbildung in mehreren Typen erreicht werden. Das Produkt aus der Stufe der Ausbildung mit dem Typus giebt erst die einzelnen größeren Gruppen von Tieren, die man Klassen genannt hat" (p. 208). So glaubt denn BAER, „daß in der That die Biene höher organisiert ist als der Fisch, obgleich nach einem anderen Typus" (p. 208).

„Die Ausbildung des Lebens nach dieser oder jener Richtung erzeugt eben die Variationen der Haupttypen, wie diese selbst wesentlich in ihren Lebenserscheinungen verschieden sind" (p. 219). Daher teilen sich die Typen in Klassen, diese wieder in geringere „Variationen, die wir Familien nennen, welche nicht nur den Haupttypus, sondern auch den Typus der Klasse mit besonderen Modifikationen tragen, wodurch sich der Charakter der Familie bildet. Modifikationen geringeren Grades in diesem Familiencharakter geben die Gattungen. So geht es fort bis zu den Arten und Abarten."

Den hier dargelegten Komplex von Vorstellungen hat Haeckel mit dem Namen des „Baer'schen Gesetzes" zusammengefaßt (1891, p. 47).

Endlich haben wir noch näher auf die Stellung einzugehen, welche Baer gegenüber der Lehre vom Parallelismus zwischen der individuellen Metamorphose und der Metamorphose des Tierreichs einnimmt. Er hält die namentlich von Meckel ausgebildete Ansicht, daß der Embryo höherer Tiere die bleibenden Formen der niederen Tiere durchlaufe, für nicht berechtigt und sucht dagegen den Parallelismus in folgender Weise zu erklären: Den Erklärungsgrund findet er darin, daß sich jedes Tier durch Umwandlung aus einer allgemeinen in eine sich immer mehr specificierende besondere Form entwickelt. „Daher ist es notwendig, daß wir in der einen wirklich historisch begründeten Folge und in der anderen genetisch gedachten Reihe eine Uebereinstimmung der in dieser fortgehenden inneren Sonderung finden, daß sich überhaupt eine Menge Uebereinstimmungen zwischen dem Embryo höherer Tiere und der bleibenden Form niederer Tiere nachweisen lassen" (1828, p. 220). „Anstatt die anderen bestimmten Formen zu durchlaufen, scheidet sich vielmehr jeder Embryo einer bestimmten Tierform von ihnen. Im Grunde ist also nie der Embryo einer höheren Tierform einer anderen Tierform gleich, sondern nur ihrem Embryo. Nur dadurch, daß die am wenigsten ausgebildeten Tierformen vom Embryonenzustand sich wenig entfernen, behalten sie einige Aehnlichkeit mit den Embryonen höherer Tierformen. Diese Aehnlichkeit ist also, wenn unsere Darstellung gegründet ist, auf keine Weise das Bedingende der Entwickelungsgeschichte höherer Tiere, sondern nur eine Folge der Organisation der niederen" (p. 224). „Der Embryo geht nie durch eine andere Tierform hindurch, sondern nur durch den Indifferenzzustand zwischen seiner Form und einer anderen" (p. 230). „Mithin durchlaufen die Embryonen der Wirbeltiere in ihrer Entwickelung gar keine bekannten bleibenden Tierformen" (p. 220).

Zu diesem Gedankengang ist es als kein Widerspruch zu betrachten, wenn in demselben Scholion Baer auf die Frage, ob nicht im Beginne der Entwickelung alle Tiere sich im wesentlichen gleich sind und ob nicht für alle eine gemeinsame Urform besteht, die öfters citierte Antwort giebt (p. 224): „Da der Keim das unausgebildete Tier selbst ist, so kann man nicht ohne Grund behaupten, daß die einfache Blasenform die gemeinschaftliche Grundform ist, aus der sich alle Tiere nicht nur der Idee nach, sondern historisch entwickeln."

Neben C. E. von Baer, der als das geistige Haupt der entwickelungsgeschichtlichen Richtung bezeichnet werden muß, sind noch

zahlreiche andere Forscher mit Erfolg auf dem neuerschlossenen Gebiete thätig. In Deutschland sind außer OKEN, MECKEL und PANDER, die schon genannt wurden, noch TIEDEMANN und CARUS, der unermüdliche RATHKE, dem wir eine Fülle der schönsten Entdeckungen verdanken, der auf allen Gebieten der Biologie thätige JOHANNES MÜLLER, der fein beobachtende Jenenser Anatom HUSCHKE, ein Schüler OKEN's, der große Physiologe PURKINJE, ferner BURDACH, REICHERT, SIEBOLD und manche anderen aufzuführen. In Frankreich sind thätig DUTROCHET, PRÉVOST und DUMAS, SERRES, COSTE, DUGÈS etc., in England WHARTON JONES und ALLEN THOMPSON, in Italien der berühmte RUSCONI.

Durch die rüstige Arbeit so vieler bewährter Forscher wurde fast von jedem Organsystem seine Genese in Angriff genommen, und bald eine Tierklasse nach der anderen in das Bereich der Untersuchung hineingezogen. Es wurden die Grundlagen für den feineren Bau des Eies gelegt. PURKINJE beschrieb 1825 in seinen Symbolae ad ovi avium historiam das Keimbläschen im Vogelei und entdeckte, daß es vor der Befruchtung sich auflöst uud schwindet; COSTE (1834) und WHARTON JONES (1838) fanden dann unabhängig voneinander das gleiche Gebilde auch im Ei der Säugetiere auf, welches 1827 durch BAER's glänzende Entdeckung bekannt geworden war. R. WAGNER (1835) vervollständigte den Einblick in den Bau des Eies durch die Auffindung des Keimfleckes. Wichtige Beobachtungen über den Furchungsprozeß, von welchen schon einige Andeutungen SWAMMERDAM gesehen aber nicht verstanden hatte, wurden von PRÉVOST und DUMAS am Froschei gesammelt und gleich darauf von RUSCONI und BAER (1834) noch genauer verfolgt; doch blieb ihnen allen die eigentliche Bedeutung des so eigentümlichen Prozesses als eines Zellenteilungsvorganges noch verborgen. BAER glaubte, daß durch ihn eine größere Berührungsfläche für die befruchtende Samenflüssigkeit geschaffen werden solle. Bald darauf beschrieb RUSCONI (1836) den Furchungsprozeß auch für das Fischei.

Was die Organentwickelung betrifft, so veröffentlichte TIEDEMANN schon 1816 eine Schrift: Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Foetus des Menschen, und stellte in richtiger Erkenntnis den seitdem oft geäußerten Grundsatz auf, daß „die vergleichende Anatomie und die Anatomie des Foetus den Ariadnefaden für dieses Labyrinth bildeten". Die Entwickelungsgeschichte der Sinnesorgane wird durch HUSCHKE (1832) gefördert, der die Entstehung des Hörbläschens und des Linsensäckchens aus grubenförmigen Einsenkungen der äußeren Haut entdeckte. Nicht uninteressant ist es, von HUSCHKE zu erfahren, auf welchen Wegen die alten Anatomen, die sich der Kunst der Querschnitte noch nicht bedienten, zu solchen schon schwierigeren Entdeckungen gelangten. Als er die Augenentwickelung beim Hühnchen untersuchte, wurde er in der Mitte der Augenblase einen kleineren Fleck gewahr, den er für die Anlage der Linse hielt. Er untersuchte ihn mit einem feinen Haar, mit dessen Spitze er hierbei in eine Oeffnung glitt. „Nun war ich", fährt HUSCHKE fort, „auf einmal aus aller Verlegenheit; denn ich wußte jetzt, daß die Linsenkapsel ebenso wie das ganze Auge und vorzüglich das Labyrinth des Ohres entsteht, d. h. daß sie eine Einstülpung des äußeren Hautsystems ist".

Zahlreiche Bearbeiter hat die Entwickelungsgeschichte des Skeletts gefunden. Berechtigtes Aufsehen erregten die glänzenden Entdeckungen Rathke's über die Metamorphose des Visceralskeletts, die Auffindung der Kiemenspalten bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren, sowie der Aortenbogen und ihrer Umbildung. Denn „durch die leisesten Uebergänge sieht man hier", wie Rathke (1832) in den anatomisch-philosophischen Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere bemerkt, „von den Grätenfischen bis zu dem Menschen, die Formen und Typen jener Gebilde ineinander übergehen". Ergänzend schlossen sich hieran bald die nicht minder wichtigen Untersuchungen Reichert's über die Entwickelung der Gehörknöchelchen aus dem Kiefer- und Zungenbeinbogen an. Auch die Entstehung der übrigen Teile des Kopfskeletts wurde von Rathke, Dugès und Reichert, von den beiden letzteren bei den Amphibien, bearbeitet.

Endlich bildet noch ein Feld der ergiebigsten Forschungen die Entwickelung der Harn- und Geschlechtsorgane. Auch hier ist wieder als Bahnbrecher Rathke anzuführen, der die Wolff'schen Körper genauer untersuchte und vieles aufklärte. Einen vorläufigen Abschluß führte dann Johannes Müller herbei mit seiner berühmten, grundlegenden Schrift: Bildungsgeschichte der Genitalien aus anatomischen Untersuchungen an Embryonen des Menschen und der Tiere (1830). Gleichzeitig wurde von Joh. Müller noch die Entwickelungsgeschichte der Drüsen durch seine Schrift: De glandularum secernentium structura penitiori gefördert.

Neben den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere wurden allmählich auch die Wirbellosen auf ihre Entwickelung untersucht; die Mollusken von Carus, die Insekten von Herold, die Crustaceen und Arachnoiden von Rathke.

Um den rasch gewachsenen Schatz des Wissens zugänglicher zu machen, entstanden die ersten Lehrbücher der Entwickelungsgeschichte: C. E. von Baer, Ueber Entwickelungsgeschichte der Tiere, Beobachtung und Reflexion, 1828—1837; Valentin, Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen mit vergleichender Rücksicht der Entwickelung der Säugetiere und Vögel, 1835; Bischoff, Entwickelungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen, 1842.

Die Charakteristik der vorliegenden Periode schließe ich mit einigen Sätzen aus einer historischen Darstellung, welche Valentin (1835, p. 581) in seinem Handbuch von den wissenschaftlichen Bestrebungen seiner Zeit gegeben hat und welche lehrt, wie das Studium der Entwickelungsgeschichte namentlich in Deutschland zu einer führenden Macht geworden ist. „Fast alle in unserem Zeitalter thätigen und ausgezeichneten Physiologen und Anatomen", heißt es daselbst, „haben einen Teil ihrer vorzüglichsten Bestrebungen auf die individuelle Entwickelungsgeschichte gerichtet, der gegenüber als anderseitiges Problem die Entwickelungsgeschichte der Tierwelt, die vergleichende Anatomie, steht. Beide zusammen sind die Grundlagen, auf denen jede wahre und echte Erkenntnis der Natur des tierischen Lebens basiert werden muß. So zeigt sich die Idee der genetischen Beziehungen als das herrschende Element unserer heutigen physiologischen Leistungen, wie nicht minder der Gesamtheit alles wissenschaftlichen Strebens unserer Zeit."

b) Zweite Periode von SCHWANN und CHARLES DARWIN bis jetzt.

In der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts haben vor allen Dingen zwei Faktoren auf den sich noch weiter unaufhaltsam vollziehenden Aufschwung der entwickelungsgeschichtlichen Forschung einen mächtigen Einfluß ausgeübt, der in allen wichtigen Untersuchungen hervortritt. Der eine Faktor ist die Begründung der Zellentheorie durch SCHWANN, der zweite Faktor die durch DARWIN neubelebte Descendenztheorie.

Das Urteil, welches JOH. MÜLLER von der Bedeutung der SCHWANN'schen Entdeckungen für die Physiologie fällte: „Sie gehören zu den wichtigsten Fortschritten, welche je in der Physiologie gemacht worden sind; sie begründen erst eine bisher unmöglich gewesene Theorie der Vegetation und Organisation; die Fundamente sind nun geliefert", es gilt in gleichem, wenn nicht in noch höherem Maße für das Verhältnis der Zellentheorie zu der Entwickelungsgeschichte. Denn die Zelle ist der Baustein, mit dessen Hilfe die Natur die verschiedenen Arten der Lebewesen geschaffen hat. Was das Atom für den Chemiker, das sind die Zellen für den Embryologen, das Material, durch dessen Vereinigung alle Organe und Gewebe gebildet werden, gerade wie aus der Synthese verschiedenartiger Atome alle chemischen Körper entstehen.

Jetzt ließ sich Aufgabe und Ziel der entwickelungsgeschichtlichen Forschung viel klarer und schärfer formulieren, als je zuvor. Die Aufgabe lautete: Auf welchem Wege werden Schritt für Schritt aus der Zelle als dem Elementarorganismus die verschiedenen Arten der Lebewesen von den einfachsten bis zu den am höchsten komplizierten gebildet?

Damit eröffnete sich ein weit ausgedehntes, ganz neues Arbeitsfeld, und zugleich bahnte sich neben der schon besprochenen Beziehung zur vergleichenden Anatomie eine neue Verbindung mit einer zweiten biologischen Schwesterdisciplin an, mit der mikroskopischen Anatomie. Denn für die neuen Aufgaben konnten die Methoden der älteren Embryologen, die Untersuchung der Embryonen mit Lupe und schwacher Vergrößerung, die Zergliederung mit Schere und Messer nicht mehr genügen. Je mehr die Zelle zum Ausgangs- und Mittelpunkt der Untersuchung wurde, um so mehr mußte auch in der Entwickelungsgeschichte der Forscher zu den verschiedenen Methoden greifen, welche auf dem Gebiete der mikroskopischen Anatomie mit ihren Fortschritten untrennbar verbunden sind. So wurde von Jahrzehnt zu Jahrzehnt die embryologische Untersuchungstechnik eine vollkommenere und mannigfaltigere. Man begann ein immer größeres Gewicht auf die gute Härtung und Konservierung der Embryonen zu legen. Man griff zu den in der Histologie ausgebildeten Färbemethoden. Besonders wichtig aber wurde die Kunst, den Embryo in eine tadellose Serie von Querschnitten zu zerlegen. Auch die geschickteste Handhabung des Rasiermessers genügte nicht mehr für diesen Zweck. Besondere Schneideinstrumente wurden konstruiert. Die ersten noch unvollkommenen Versuche führten bald zu den vorzüglichen Mikrotomen, welche in den mechanischen Werkstätten von JUNG und von SCHANZ etc. ausgeführt werden und mit denen es ein leichtes ist, lückenlose Schnittserien durch Embryonen mit einer gleichmäßigen Schnitt-

dicke von 5 μ herzustellen. Auf diese Weise ist es jetzt möglich geworden, daß selbst Anfänger sich in kurzer Zeit Einblicke in den Entwickelungsverlauf verschaffen können, welche früher Forscher, wie Wolff, Pander und Baer, nur durch allergrößte Ausdauer und durch langjährige Beschäftigung mit dem Gegenstand gewonnen haben. Dementsprechend konnten aber auch jetzt die Ziele der Forschung viel höher gesteckt werden.

Mit der Schneidetechnik bildeten sich besondere Methoden der Einbettung aus, welche für den Embryologen noch viel wichtiger als für den Histologen sind. Von den verschiedenen Verfahren, die empfohlen worden sind, Wachs mit Oel, Spermaceti mit Kakaobutter, Flemming's Transparentseife, Paraffin, Bunge's Eiweißmasse, Gummiglycerin hat sich die Paraffineinbettung am meisten bewährt und in der Embryologie als Universalmethode eingebürgert.

Da es zuweilen recht schwierig ist, sich aus einer großen Reihe von Schnitten ein annähernd richtiges Bild von der Form und den Lagebeziehungen embryonaler Organe zu bilden, hat man zu einer exakteren Lösung dieser Aufgabe besondere Rekonstruktionsmethoden ersonnen. Zuerst hat His vermittelst einer Methode graphischer Rekonstruktion eine Reihe vorzüglicher Modelle für den entwickelungsgeschichtlichen Unterricht hergestellt. Ein weiterer Fortschritt wurde hierauf durch die von Born ausgearbeitete Methode der Plattenrekonstruktion herbeigeführt, und in ihr ein Hilfsmittel gegeben, welches für manche Untersuchungen unentbehrlich ist und in embryologischen Laboratorien häufig benutzt wird. Auch die Photographie wurde als ein wichtiges Hilfsmittel in den Dienst der embryologischen Forschung gestellt.

Vermittelst der zahlreichen Hilfsmittel, von denen die vorausgegangene Epoche noch keine Vorstellung hatte, ist es jetzt ein leichtes geworden, embryologische Sammlungen anzulegen, welche, wenn in größerem Maßstabe und nach einem wohldurchdachten Prinzip durchgeführt, wahrscheinlich für den embryologischen Forscher von noch größerem Wert sein werden, als für den Morphologen die vergleichend-anatomischen Museen.

Die mikroskopische Technik in ihren verschiedenen Zweigen ist recht eigentlich ein Erzeugnis der 4 bis 5 letzten Decennien. Denn die schon auf Seite 2 erwähnten Anfänge, die hier und da in früheren Jahrhunderten bemerkt werden, sind kaum von Bedeutung. Auch Pander und Baer erzielten ihre Ergebnisse auf keinem anderen Wege als vor ihnen Haller und C. Fr. Wolff. Ein bemerkbarer Fortschritt in der Untersuchungstechnik tritt erst bei Remak, Kölliker und Hensen hervor, und ist dann in wenigen Jahren ein Gemeingut aller Forscher geworden.

Außer der schon früher benutzten Essigsäure bediente man sich einer großen Zahl von Reagentien zur Härtung der Embryonen. Froscheier wurden von Remak in einer Mischung von Kupfervitriol mit Alkohol und Holzessig gehärtet (1850, p. 127). 0,2-proz. Sublimat und 0,3-proz. Chromsäure wurden für Hühnerkeimscheiben angewandt (p. 181). Auch hat Remak schon erhärtete Froscheier mit dem Messer halbiert, um in die Keimblase und in die Rusconi'sche Nahrungshöhle einen Einblick zu gewinnen (p. 142 und Erklärung zu Taf. XII, p. XXXV), und auch mit feinem Messer Durchschnitte durch frische Hühnerembryonen unter dem

einfachen Mikroskop (also wohl nach der Guillotinenmethode) angefertigt (Tafelerklärung, p. XXXVI).

Um die Einführung der Schnittmethode in das embryologische Studium haben sich besonders HENSEN und KÖLLIKER verdient gemacht, welche sie nicht nur bei Embryonen vom Hühnchen, sondern auch vom Kaninchen für die Keimblätterbildung anwandten. Ein Vergleich von KÖLLIKER's erster Auflage der Entwickelungsgeschichte des Menschen aus dem Jahre 1861 und der zweiten 1879 erschienenen Auflage zeigt in deutlicher Weise, wie durch die in der Zwischenzeit aufgekommene Schnittmethode eine genauere Darstellung vieler Verhältnisse erst möglich geworden ist.

Doch nun nach diesem Exkurs auf die sich ausbildende Untersuchungstechnik für embryologische Zwecke zurück zur Besprechung der Untersuchungen und Aufgaben, welche durch SCHWANN's Zellentheorie in der Entwickelungsgeschichte hervorgerufen wurden!

Obenan stehen hier die Fragen: welche Bedeutung haben das Ei und der an ihm schon früher entdeckte Furchungsprozeß im Lichte der Zellentheorie? Die erste Frage hat SCHWANN in seinen mikroskopischen Untersuchungen gleich selbst zu erörtern begonnen. Nachdem er es zuerst zweifelhaft gelassen hatte, ob das Keimbläschen nur der Kern einer Zelle oder selbst eine im Dotter entstandene Zelle und in diesem Falle die wesentlichste Grundlage des Embryo sei (1839, p. 49), entschied er sich schließlich mit richtigem Takt für die erstere Alternative (l. c. p. 258). Doch blieb die zweite Ansicht im Kreise der Gelehrten längere Zeit die vorherrschende und wurde von WAGNER, VALENTIN, HENLE und BISCHOFF verfochten. „Das Keimbläschen ist in der That eine primäre Zelle“, so lautete der Schluß, zu welchem BISCHOFF bei seinen Untersuchungen der Säugetiere gelangt ist, „sein Fleck ist deren Kern und der zuerst gebildete Teil des Eies. Der Dotter und die Dotterhaut sind sekundäre spätere Bildungen, welche sich um diese Zelle entwickeln und ablagern“ (1845, p. 12). Man bezeichnete sie als eine Umhüllungsmasse. Auch KÖLLIKER deutete vorübergehend die Kerne des Eies und der Furchungskugeln für Embryonalzellen (1843), ging aber schon im nächsten Jahre in seiner Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden (1844) zu der richtigeren Auffassung über. Eine allgemeinere Uebereinstimmung aber in den Anschauungen wurde erst nach langen Debatten herbeigeführt, als in der Histologie der Begriff „Zelle“ überhaupt eine schärfere Fassung namentlich auf Grund einer richtigeren Erkenntnis des Zellenbildungsprozesses durch die Arbeiten von NÄGELI, KÖLLIKER, REMAK, LEYDIG u. a. erhielt.

Eine besondere Schwierigkeit für die Zellentheorie verursachten die Eier mit gesondertem Bildungs- und Nahrungsdotter und mit partieller Furchung. Sind sie ebenfalls einfache Zellen oder etwas Zusammengesetzteres? Der Wendepunkt in dieser Frage ist wohl erst im Jahre 1861 eingetreten, als GEGENBAUR in einem kleinen Aufsatze über den Bau der Wirbeltiereier mit partieller Dotterteilung den Satz scharf formulierte: „Die Eier der Wirbeltiere mit partieller Furchung sind somit keine wesentlich zusammengesetzteren Gebilde als die der übrigen Wirbeltiere; sie sind nichts anderes als zu besonderen Zwecken eigentümlich umgewandelte, kolossale Zellen, die aber nie diesen ihren Charakter aufgeben“ (GEGENBAUR, 1861).

Nicht minder hat es langer Diskussionen bedurft, ehe die jetzt herrschende Lehre von der Bedeutung des Furchungsprozesses klar durchdacht und allgemein angenommen war. Zwar hatten schon vor dem Erscheinen von SCHWANN's Zellentheorie RUSCONI und BAER erkannt, daß die Furchen am Froschei, welche PRÉVOST und DUMAS (1824) beschrieben hatten, durch den ganzen Dotter hindurchgehen und ihn in kleinere, für den Aufbau der Organe bestimmte Elemente zerlegen. RUSCONI (1826) spricht von einer „division et subdivision de la substance du germe ou en d'autres termes, une opération au moyen de laquelle la nature prépare les molécules élémentaires des principaux systèmes". Besonders nahe der Wahrheit kam C. E. VON BAER (1834). Als erste Regungen des Lebens im Froschei, das er als ein Individuum bezeichnet, beschreibt er Selbstteilungen, die sich so lange fortsetzen, bis die zahllosen neuen Individualitäten unendlich wenig Bedeutung haben und nur als Elementarteile eines neuen Individuums erscheinen.

RUSCONI und BAER vermochten ihren vortrefflichen Beobachtungen und Deutungen keine größere wissenschaftliche Tragweite zu geben, weil ihnen noch die allgemeine Vorstellung von dem Aufbau der Pflanzen und Tiere aus lebenden Elementareinheiten, den Zellen, fehlte. SCHWANN aber, der bald darauf (1839) diese Vorstellung für die Tiere durch seine Zellentheorie begründete, wußte wieder nichts mit den eben genannten Beobachtungen anzufangen. Hatte er doch von SCHLEIDEN die aus falschen Beobachtungen gewonnene, unglückliche Lehre vom Cytoblastem und von der freien Zellenbildung übernommen und sich ganz in den Gedankengang verirrt, daß sich die Zellen nach Art eines Krystallationsprozesses aus einer Mutterlauge, sei es innerhalb bereits vorhandener Mutterzellen, sei es aus einer zwischen ihnen vorhandenen Bildungssubstanz, bilden sollten. Die verfehlte Cytoblastemlehre ist sowohl in der histologischen als embryologischen Litteratur eine Quelle vieljähriger Irrtümer und Streitigkeiten geworden. Erst nachdem auf botanischem Gebiete MOHL den Vorgang einer Zellteilung bei Spirogira genau beschrieben und NÄGELI von umfassenderem Standpunkte aus reformatorisch gewirkt hatte, haben auf tierischem Gebiete vor allen Dingen KÖLLIKER, REMAK und LEYDIG sich das Verdienst erworben, das Verständnis der Furchung angebahnt und gezeigt zu haben, daß eine freie Zellenbildung nicht stattfindet, sondern alle Elementarteile in ununterbrochener Folge aus der Eizelle durch Teilung hervorgehen.

In seiner Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden glaubt KÖLLIKER den Satz als wahrscheinlich aufstellen zu dürfen (1844, p. 140), „daß in der ganzen Reihe der Entwickelung der tierischen Gewebe, ebenso wie bei den Pflanzen, keine Zellenbildung außerhalb der schon vorhandenen sich finde, vielmehr alle Erscheinungen als die ununterbrochene Folge von Veränderungen ursprünglich gleichbedeutender und von einem ersten abstammender Elementarorgane aufzufassen seien". Es scheint ihm ein Gesetz zu sein (l. c. p. 135), „daß die Gewebe in einer unmittelbaren Reihenfolge von Veränderungen aus den Furchungskugeln entstehen".

Neben der totalen wurde bald auch die partielle Furchung des Eies, zuerst von RUSCONI, etwas später durch C. VOGT, am Fischei beobachtet. Genauer aufgeklärt wurde der Prozeß aber erst von KÖLLIKER

in seiner Untersuchung der Cephalopoden (1844). 1848 erfolgte die Entdeckung der partiellen Furchung beim Vogelei durch den französischen Embryologen Coste. In zweckmäßiger Weise benutzte Remak (1855, p. 82) diese Wahrnehmungen, um die Eier der Wirbeltiere in 2 große Gruppen, in die holoblastischen und die meroblastischen, einzuteilen. Als holoblastische bezeichnete er solche Eier, deren Inhalt sich ganz in Embryonalzellen teilt und in den Embryo umwandelt; als meroblastische dagegen solche, deren Inhalt nach der von Reichert eingeführten Terminologie in Bildungsdotter und in Nahrungsdotter gesondert ist, von denen nur der erstere durch fortschreitende Teilung in Zellen zerfällt und den Keim liefert.

Bei der Klarlegung dieser fundamentalen Verhältnisse blieb ein Punkt indessen noch mehrere Jahre in Dunkel gehüllt, nämlich das Schicksal des Keimbläschens und die Rolle der Kerne beim Furchungsprozesse. Löst sich Keimbläschen und Kern vor jeder Teilung auf, wie es im Anschluß an die Botaniker Reichert, Auerbach u. a. behaupteten, oder teilt sich auch der Kern durch bisquitförmige Einschnürung, wie es die meisten Forscher (Baer, J. Müller, Kölliker, Gegenbaur etc.) annahmen? Hierüber haben uns erst die 3 letzten Decennien durch eine Reihe wichtiger, weittragender mikroskopischer Entdeckungen belehrt, über deren Geschichte das zweite Kapitel Näheres bringt.

Hervorgehoben sei nur der Nachweis von der Kontinuität der Kerngenerationen (Hertwig, Flemming), die Entdeckung des karyokinetischen Prozesses (Strasburger, Bütschli, Flemming, Hertwig, Fol, Van Beneden u. a.), die Umwandlung des Keimbläschens in die Richtungsspindel und die Entstehung der Polzellen (Hertwig, Bütschli u. a.).

Wie auf das tierische Ei fiel durch den Bund der Zellentheorie mit der Entwickelungslehre jetzt auch Licht auf die Natur der Samenfäden. Die in früherer Zeit ohne Erfolg diskutierte Frage, ob die Samenfäden Bestandteile des Tieres oder parasitische Infusorien seien, wurde zu Gunsten der ersten Alternative gelöst durch den von Kölliker (1841) erbrachten Nachweis, daß sie sich aus Hodenzellen entwickeln. Die hieran sich anschließenden schwierigeren Fragen der Histogenese, Umwandlung der einzelnen Bestandteile der Samenzelle in die Bestandteile des Samenfadens, fanden ihre Beantwortung durch die wichtigen Untersuchungen von La Valette, Flemming, Hermann u. a.), über welche im ersten Kapitel (Abschnitt: Spermiogenese) ausführlicher gehandelt wird.

Durch die aus der Zellentheorie sich ergebenden neuen Gesichtspunkte empfing das Studium der Entwickelungslehre noch nach vielen anderen Richtungen Anregung und Vertiefung. Deutlich tritt dies hervor in den ausgezeichneten „Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere“ von Robert Remak, einem Werk, welches an Genauigkeit und Vielseitigkeit der Beobachtungen die Arbeiten Baer's noch übertrifft, wenn es auch an Tiefe und Tragweite der allgemeinen Gesichtspunkte hinter ihnen zurückbleibt. „Ich glaubte eine Verpflichtung zu haben“, bemerkt Remak in seinem Vorwort, „mittelst der Erfahrungen und Fertigkeiten, welche ich mir bereits erworben, die immer schärfer sich umschreibende, selbst von Bischoff's Arbeiten nur wenig berührte Aufgabe, nämlich die Ergründung des An-

teiles der Keimblätter an der Bildung der Organe und Gewebe, der Lösung entgegenzuführen." Wie jetzt zum ersten Male gezeigt wurde, liefern das äußere und das innere Keimblatt allein die epithelialen Ueberzüge des Körpers, die Epidermis und das Epithel des Darmkanals, ferner die epithelialen Bestandteile der aus ihnen sich durch Sprossung entwickelnden Drüsen. Diese werden daher auch als Epithelial- oder Oberhautdrüsen den drüsigen Gebilden des mittleren Keimblattes (Lymphdrüsen, Milz, Nebennieren) entgegengestellt. Wegen ihrer histogenetischen Leistungen werden das äußere und das innere Keimblatt als Darmdrüsen- und als Hautdrüsenblatt bezeichnet. Als die wichtigsten Leistungen des mittleren Keimblattes wurden die Bildung der Stützsubstanzen, der willkürlichen und unwillkürlichen Muskeln, der Blutgefäße und des Blutes, sowie der Geschlechtsprodukte erkannt und in der Bezeichnung „motorisch-germinatives Blatt" zum Ausdruck gebracht.

Auf einzelne Beobachtungen, durch welche Remak seine Vorgänger übertraf, einzugehen, würde uns zu weit führen, nur zweierlei sei hervorgehoben. Erstens wurde Remak bei der Entwickelung des Axenskeletts auf eine Reihe eigentümlicher Erscheinungen aufmerksam, welche er als „Umgliederung der Wirbelsäule" zusammenfaßte, zweitens sprach er, auf Beobachtungen am Froschei gestützt, die Vermutung aus, daß „die Nahrungshöhle durch Einstülpung der Außenfläche des Keimes entsteht" (p. 183).

Remak's Versuch, die histogenetischen Leistungen der Keimblätter festzustellen, fand großen Beifall; auch gelang es, einige Widersprüche zu beseitigen. Man erkannte, daß im Hirn, Rückenmark und in der Retina die Blutgefäße mit dem sie umhüllenden Bindegewebe nicht an Ort und Stelle von Zellen des äußeren Keimblattes abstammen, sondern von Gewebsteilen (Gefäßsprossen), die aus dem angrenzenden mittleren Keimblatte hineingewachsen sind. Und ähnlich fand noch in manchen anderen Punkten die Remak'sche Lehre einen weiteren Ausbau, zugleich aber gab sie auch vielfach zu dogmatischen Auffassungen Veranlassung, indem man als ein durchgehendes Gesetz annahm, daß bei allen Tieren die einzelnen Keimblätter nur ganz bestimmte Gewebe sollten bilden können. Von diesem Grundgedanken geleitet, machte His in seinem Programm (1866), „Die Häute und Höhlen des Körpers", den Versuch, die Beziehung der Keimblätter zu den Geweben als Einteilungsprinzip für das System der Gewebe zu benutzen und unterschied demgemäß die zur Auskleidung der serösen Höhlen dienenden Zellen als „unechte Epithelien oder Endothelien" von den echten Epithelien der äußeren Keimblätter. Kleinenberg aber glaubte, durch seine Untersuchung von Hydra dargethan zu haben, daß die Uebereinstimmung der Entwickelung der Hydra und der Wirbeltiere nicht nur bis zu den primären Keimblättern reicht, „sondern daß auch die specialisierten Gewebe, die Epithelien, die Muskeln, mit den dazugehörigen Nerven und die Geschlechtsorgane bei beiden mit Rücksicht auf die Keimblätter eine wesentlich gleichartige Genese haben". Ebenso setzte Van Beneden voraus, daß die beiden Keimblätter bei allen Metazoen denselben histogenetischen Wert besitzen.

Mit der Aufstellung eines derartigen Gesetzes war man mit den Thatsachen in Widerspruch geraten. Namentlich bei den Cölenteraten konnten Oscar und Richard Hertwig (1879) nachweisen, daß die

Geschlechtsprodukte in manchen Abteilungen sich konstant im inneren Keimblatt, bei anderen dagegen ebenso konstant ektodermal entwickeln, daß Muskelzellen und Nervenfasern ebenso gut vom inneren wie vom äußeren Keimblatt gebildet werden; sie sprachen sich daher bestimmt gegen das Dogma aus, daß jedes Keimblatt nur die Fähigkeit habe, eine bestimmte Reihe von Geweben hervorzubringen. Denselben Standpunkt vertraten auch Goette und Kölliker, von denen der letztere erklärte (1879, p. 389), „daß alle 3 Keimblätter potentia auch die Fähigkeit zur Umbildung in alle Gewebe haben, jedoch infolge bestimmter morphologischer Gestaltungen dieses Vermögen nicht allerwärts bethätigen“.

Betreffs der Detailuntersuchungen über die Entstehung der einzelnen Gewebe, der Muskelfasern, der Nervenfasern, der Geschlechtsprodukte, der Blutgefäße und des Blutes, der Stützsubstanzen etc., ist auf die geschichtlichen Abschnitte in den späteren Kapiteln in Bd. I—III zu verweisen.

Trotz zahlreicher Arbeiten ist die Histogenese ein Gebiet, auf welchem auch jetzt noch viele Fragen zu lösen sind. Namentlich aber ist die Entstehung der Nervenfasern, des Blutes und der Blutgefäße im Tierreiche mit vervollkommneteren Methoden noch genauer aufzuklären.

Der andere Faktor, welcher der embryologischen Forschung in der zweiten Hälfte des Jahrhunderts ein besonderes Gepräge aufgedrückt hat, ist die von Darwin ausgehende Bewegung, die durch seine Selektionshypothese wieder lebhafter angeregte Frage nach der Entstehung und Abstammung der Organismen. Zwar hat diese Frage schon unter der Herrschaft der Naturphilosophie am Anfang unseres Jahrhunderts, wie oben gezeigt wurde, die Naturforscher lebhaft beschäftigt; durch Verbindung vergleichend-anatomischer und vergleichend-embryologischer Forschungen hatte man schon versucht, die Metamorphosen der Organe in der Tierreihe und während der individuellen Entwickelung von genetischen Gesichtspunkten aus zu erklären. Doch war in den 50-er Jahren die spekulative Richtung mehr zum Stillstand gekommen; man sah wohl ein, vielleicht auch unter dem Einfluß von C. E. von Baer's Schriften, daß man aus der Abstammungsfrage auf ein Gebiet nicht näher zu beweisender Hypothesen geriet; gleichzeitig bot sich auch der Forschung mit der Begründung der Zelltheorie ein so unerschöpfliches und lohnendes Feld für wichtige Detailuntersuchungen dar, daß diese eine Zeitlang in der Zoologie, in der mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte mehr in den Vordergrund traten.

Mit dem Darwinismus hat die Spekulation auf dem Gebiete der Entwickelungsgeschichte wieder neue Impulse erhalten, weniger durch Darwin selbst als durch Haeckel. Denn Darwin ist seinem ganzen Studiengang nach der vergleichend-anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Forschung in ihren Specialproblemen nie näher getreten. Dagegen hat Haeckel durch seine zahlreichen wissenschaftlichen und populären Schriften zur raschen Verbreitung der neuen Lehre außerordentlich beigetragen, besonders aber hat er die vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte ganz in ihren Dienst zu stellen und zu wichtigen Beweismitteln der Descendenztheorie zu machen gesucht, in seiner Generellen Morphologie, in seiner

an weitere Kreise sich wendenden Anthropogenie und in seinen berühmten Schriften zur Gastraeatheorie.

Wie Meckel und seine Anhänger legt Haeckel das größte Gewicht auf die Parallele, welche sich zwischen der Stufenfolge embryonaler Entwickelungsformen und der Reihe niederer und höherer Tierformen beim Studium der vergleichenden Anatomie und Systematik erkennen läßt. Zu beiden fügt er aber noch eine dritte Parallele hinzu, welche man aus den Ergebnissen der paläontologischen Forschung gewinnt. „In dem dreifachen Parallelismus der phyletischen (paläontologischen), der biontischen (individuellen) und der systematischen Entwickelung" erblickt Haeckel „eine der größten, merkwürdigsten und wichtigsten allgemeinen Erscheinungsreihen der organischen Natur" (1866, II, p. 371). Die Erklärung dieser „dreifachen genealogischen Parallele" bezeichnet er als das „Grundgesetz der organischen Entwickelung oder kurz das „biogenetische Grundgesetz". Einen kurzen Ausdruck giebt er ihm in dem Satz: „Die Ontogenie ist eine Rekapitulation der Phylogenie, oder etwas ausführlicher: Die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwickelung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, ist eine kurze gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe, welche die tierischen Vorfahren desselben Organismus oder die Stammformen seiner Art von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben" (1891, p. 7).

Haeckel läßt den Parallelismus zwischen beiden Entwickelungsreihen allerdings „dadurch etwas verwischt sein, daß meistens in der ontogenetischen Entwickelungsfolge vieles fehlt und verloren gegangen ist, was in der phyletischen Entwickelungskette früher existiert und wirklich gelebt hat". Denn „wenn der Parallelismus beider Reihen", fügt er dem Obigen weiter hinzu, „vollständig wäre, und wenn dieses große Grundgesetz von dem Kausalnexus der Ontogenese und Phylogenie im eigentlichen Sinne des Wortes volle und unbedingte Geltung hätte, so würden wir bloß mit Hilfe des Mikroskops und des anatomischen Messers die Formenreihe festzustellen haben, welche das befruchtete Ei des Menschen bis zu seiner vollkommenen Ausbildung durchläuft; wir würden dadurch sofort uns ein vollständiges Bild von der merkwürdigen Formenreihe verschaffen, welche die tierischen Vorfahren des Menschengeschlechts von Anbeginn der organischen Schöpfung an bis zum ersten Auftreten des Menschen durchlaufen haben. Jede Wiederholung der Stammesgeschichte durch die Keimesgeschichte ist eben nur in seltenen Fällen ganz vollständig und entspricht nur selten der ganzen Buchstabenreihe des Alphabets. In den allermeisten Fällen ist vielmehr dieser Auszug sehr unvollständig, vielfach durch Ursachen, die wir später kennen lernen werden, verändert, gestört oder gefälscht. Wir sind daher meistens nicht imstande, alle verschiedenen Formzustände, welche die Vorfahren jedes Organismus durchlaufen haben, unmittelbar durch die Ontogenie im einzelnen festzustellen; vielmehr stoßen wir gewöhnlich auf mannigfache Lücken."

Haeckel unterscheidet daher in der Entwickelung zwei verschiedene Arten von Prozessen: 1) die palingenetischen und 2) die cenogenetischen. Die ersteren sind keimesgeschichtliche Wiederholungen oder solche Erscheinungen in der individuellen Entwickelungsgeschichte, welche durch die konservative Vererbung getreu von Generation zu Generation übertragen werden und welche demnach

einen unmittelbaren Rückschluß auf entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der entwickelten Vorfahren gestatten. „Cenogenetische Prozesse hingegen oder keimesgeschichtliche Störungen“ nennt HAECKEL „alle jene Vorgänge in der Keimesgeschichte, welche nicht auf solche Vererbung von uralten Stammformen zurückführbar, vielmehr erst später durch Anpassung der Keime oder der Jugendformen an bestimmte Bedingungen der Keimesentwickelung hinzugekommen sind. Diese cenogenetischen Erscheinungen sind fremde Zuthaten, welche durchaus keinen unmittelbaren Schluß auf entsprechende Vorgänge in der Stammesgeschichte der Ahnenreihe erlauben, vielmehr die Erkenntnis der letzteren geradezu fälschen und verdecken.“ Hierdurch sieht sich HAECKEL auch veranlaßt, eine Palingenesis oder Auszugsentwickelung und eine Cenogenesis oder Störungsentwickelung anzunehmen, und er giebt mit Rücksicht auf dieses Verhältnis jetzt dem biogenetischen Grundgesetz folgende schärfere Fassung:

„Die Keimesentwickelung (Ontogenesis) ist eine gedrängte und abgekürzte Wiederholung der Stammesentwickelung (Phylogenesis), und zwar ist diese Wiederholung um so vollständiger, je mehr durch beständige Vererbung die ursprüngliche Auszugsentwickelung (Palingenesis) beibehalten wird, hingegen ist die Wiederholung um so unvollständiger, je mehr durch wechselnde Anpassung die spätere Störungsentwickelung (Cenogenesis) eingeführt wird.“

Vererbung und Anpassung werden als die treibenden Faktoren des Entwickelungsprozesses bezeichnet. Das System ist der unendlich verzweigte Stammbaum der Organismen und die Hauptaufgabe des Forschers ist, die Verbindungen der heutzutage existierenden Endzweige in richtiger Weise herzustellen. In der wirklichen Blutsverwandtschaft der Organismen ist die Erklärung für die morphologischen Erscheinungen zu suchen.

Auf der Abstammungshypothese fußend, ging man daran, den vergleichend-anatomischen Ergebnissen, Sätzen und Methoden eine phylogenetische Bedeutung unterzulegen. Wie das System zum Stammbaum, so wurde die alte vergleichend-anatomische Bezeichnung Homologie ein Ausdruck für Blutsverwandtschaft. Während man früher als homolog solche Teile bezeichnete, die nach Lage, Struktur und Entwickelung miteinander übereinstimmen, so erklärte man sie jetzt für Erbstücke von gemeinsamen Vorfahren. Die vergleichend morphologischen Methoden wurden zu phylogenetischen, wie STRASBURGER (1874) in einem Vortrag: „Ueber die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen“ hervorhob, allerdings nicht ohne eine Einschränkung dabei zu machen. Denn er fügte hinzu: „Die von uns angewandten phylogenetischen Methoden unterscheiden sich im übrigen, was den Modus procedendi anbetrifft, nicht von den früheren; wir operieren immer noch mit den nämlichen Mitteln, die nur neu werden durch den Hintergrund, den wir ihnen geben.“

Die eben skizzierten Anschauungen, die in einem geschlossenen System auftraten, haben auf eine ganze Generation von Forschern einen großen Einfluß ausgeübt und den Eifer für entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen wohl noch mehr geweckt, als es vordem schon in so hohem Maße der Fall war. Mit Rücksicht auf phylogenetische Spekulationen wandte man sich mit besonderem

Interesse dem Studium solcher Tiergruppen zu, in welchen man weniger abgeänderte, gemeinsame Stammformen im System zu erblicken geneigt war, überhaupt den sogenannten Verbindungsgliedern zwischen verschiedenen Klassen oder Typen. Man suchte die Urformen zu erforschen, deren Entwickelung als eine möglichst unverfälschte oder palingenetische angesehen werden konnte. Amphioxus und die Selachier insbesondere wurden bevorzugte Objekte der Embryologen, das letztere Objekt, nachdem es schon GEGENBAUR zur Grundlage für seine Arbeiten über das Skelett gemacht hatte. Während vordem durch die Typenlehre von CUVIER und BAER der vergleichenden Morphologie gewisse Fesseln angelegt worden waren, so konnte jetzt die Vergleichung wieder freier und kühner hervortreten, wie zur Zeit, als G. ST. HILAIRE seine Lehre sur l'unité de composition entwickelte und die These aufstellte, daß die Gliedertiere auf dem Rücken laufende Wirbeltiere seien. Jetzt wurde die Theorie der Keimblätter von den Wirbeltieren auch auf die Wirbellosen übertragen und in der Gastraeatheorie eine Grundform, die Gastraea, aufgestellt, welche für alle Tiertypen gemeinsam ist. Beziehungen der Wirbeltiere zu den Anneliden, wie in den Segmentalorganen, ja selbst zu den Cölenteraten wie in dem den Urmund umgebenden Nervenring wurden aufgefunden.

Bei der Charakteristik der vorliegenden Epoche ist auch des Zuges nach dem Meere zu gedenken. Schon in der Mitte unseres Jahrhunderts haben JOH. MÜLLER und seine Schüler, ferner KÖLLIKER, GEGENBAUR, HAECKEL, LEUCKART die hohe Wichtigkeit von Untersuchungen mariner Tierformen erkannt und daher solche an diesem und jenem Punkte der Meeresküste vorgenommen. Zur zoologischen Forschung am Meere kam jetzt bald auch die entwickelungsgeschichtliche hinzu, und so wuchs die Zahl derer, welche alljährlich mit ihrem mikroskopischen Apparate die Meeresküste aufsuchten, so sehr, daß der Gedanke lebendig werden konnte, für sie besondere biologische Stationen am Meere zu errichten. Nachdem die zoologische Station zu Neapel in großem Stil von DOHRN gegründet worden war, folgten bald ähnliche Anstalten nicht nur an den verschiedensten Küstenpunkten Europas (Triest, Villafranca, Roscoff, Rovigno, Helgoland etc.), sondern ebenso auch in Amerika und Australien. Durch diese Einrichtungen wurden entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Meertieren außerordentlich erleichtert. Die am meisten begehrten Untersuchungsobjekte wurden Amphioxus und noch weit mehr die Selachier, welche jetzt die Stelle des Hühnchens in der vorausgegangenen Periode einnahmen.

Wenn ich als eine der wichtigsten treibenden Kräfte der entwickelungsgeschichtlichen Forschung die phylogenetischen Hypothesen besonders in der ihnen von HAECKEL gegebenen Form aufgeführt habe, so dürfen zur Vervollständigung des geschichtlichen Ueberblicks auch die Einwürfe nicht unerwähnt bleiben, die den neuen Bestrebungen von manchen Seiten gemacht worden sind. Da läßt sich als eine Einseitigkeit der phylogenetischen Richtung das allzu große Gewicht bezeichnen, welches von ihr auf die Abstammungsfrage, gewissermaßen als den Mittelpunkt embryologischer Forschung, gelegt wird. Wird doch dadurch die Hypothese zur Hauptsache in der Wissenschaft von der Entwickelung gemacht. Denn auf alle Abstammungsfragen können nur hypothetische Antworten der Natur der Beweismittel nach gegeben werden. Von keiner der 3 Parallelerscheinungen, auf welchen das bio-

genetische Grundgesetz aufgebaut ist, können wir erfahren, wie in Wirklichkeit die entfernte Vorfahrenform irgend einer Tierart ausgesehen hat.

Einmal ist aus der Beschaffenheit der jetzt lebenden niederen und höheren Organismen auf die Beschaffenheit vorausgegangener Ahnenformen irgend einer Tierart kein sicherer Schluß zu ziehen. Denn hier gilt im allgemeinen, was GEGENBAUR im besonderen von dem Verhältnis des Lepidosiren zu den jetzt lebenden Amphibien sagt (1870, p. 75): „Es ist zwar in hohem Grade wahrscheinlich, daß Lepidosiren mit den gegenwärtig lebenden Amphibien gemeinschaftliche Stammeltern besaß, aber es ist ebenso sicher, daß jene Amphibien nicht von Lepidosiren abstammen.“ „So wenig wir die Urahnen einer Familie oder die Voreltern eines Volkes unter der Generation der Lebenden suchen, so wenig dürfen wir daran denken, unter der lebenden Tierwelt dieselben Formen in unveränderter Gestalt zu entdecken, die für diese oder jene Abteilung der Ausgang der Differenzierung gewesen sind.“

Ebensowenig aber ist ein sicherer Schluß auf die specielle Organisation entfernter Vorfahrenformen auf Grund der Stufenfolgen einer individuellen Entwickelung möglich. Denn, streng genommen, ist jedes Embryonalstadium, wenn wir der Terminologie von HAECKEL folgen, ein cenogenetisches, und nichts ist sicherer, als daß Formen, wie sie jetzt als Stadien in einer Ontogenie beobachtet werden, in der Vorzeit als Ahnenformen nie existiert und nie den Abschluß einer individuellen Entwickelung gebildet haben können.

Wie OSCAR HERTWIG in seinem Lehrbuch: „Die Zelle“, eingehender durchgeführt hat, sind an der von HAECKEL gegebenen Fassung des biogenetischen Grundgesetzes einige Aenderungen vorzunehmen (1898, p. 273): „Wir müssen“, heißt es daselbst, „den Ausdruck: „Wiederholung von Formen ausgestorbener Vorfahren“ fallen lassen und dafür setzen: Wiederholung von Formen, welche für die organische Entwickelung gesetzmäßig sind und vom Einfachen zum Komplizierteren fortschreiten. Wir müssen den Schwerpunkt darauf legen, daß in den embryonalen Formen ebenso wie in den ausgebildeten Tierformen allgemeine Gesetze der Entwickelung der organisierten Lebenssubstanz zum Ausdruck kommen.“

„Nehmen wir, um diesen Gedankengang klarer zu machen, die Eizelle. Indem jetzt die Entwickelung eines jeden Organismus mit ihr beginnt, wird keineswegs der alte Urzustand rekapituliert aus der Zeit, wo vielleicht nur einzellige Amöben auf unserem Planeten existierten. Denn die Eizelle z. B. eines jetzt lebenden Säugetieres ist kein einfaches und indifferentes, bestimmungsloses Gebilde, als welches sie zuweilen hingestellt wird, sondern sie ist das außerordentlich komplizierte Endprodukt eines sehr langen, historischen Entwickelungsprozesses, welchen die organisierte Substanz seit jener hypothetischen Epoche der Einzelligen durchgemacht hat. Die Eizelle von jetzt und ihre einzelligen Vorfahren in der Stammesgeschichte sind daher nur, insofern sie unter den gemeinsamen Begriff der Zelle fallen, miteinander vergleichbar, im übrigen aber in ihrem eigentlichen Wesen außerordentlich verschieden voneinander. Was von der Eizelle, gilt in derselben Weise von jedem folgenden Embryonalstadium. Es ist bei der Vergleichung ontogenetischer mit vorausgegangenen phylogenetischen Entwickelungsstufen immer im Auge zu behalten,

laß infolge der mannigfachsten Einwirkungen äußerer und innerer Faktoren das ontogenetische System in beständiger Veränderung begriffen ist, und zwar sich im allgemeinen in fortschreitender Richtung verändert, daß daher in Wirklichkeit ein späterer Zustand niemals mehr einem vorausgegangenen entsprechen kann."

Wenn ein Systematiker einen einfachen Hydroidpolypen und die nur in geringfügigen Merkmalen unterschiedenen Gastrulaformen eines Seesterns, eines Brachiopoden, einer Sagitta, eines Amphioxus auf Grund ihrer Aehnlichkeit im Tiersystem zu einer Gruppe der Gasträaden vereinigen wollte, so würde er handeln wie ein Chemiker, der alle möglichen weiß aussehenden und in Nadeln krystallisierenden chemischen Körper zu einer Gruppe im chemischen System zusammenstellte, obwohl sie alle mit einer ganz verschiedenen, vom Laien allerdings nicht erkennbaren und auch nicht nachzuweisenden Molekularstruktur versehen sind. Wie in der chemischen Systematik nicht ein grob in das Auge springendes Merkmal als Einteilungsprinzip zu verwerten ist, so auch bei der Einordnung der äußerlich ähnlichen Gastrulaformen. Denn die Gastrula eines Echinodermen, eines Cölenteraten, eines Brachiopoden, eines Amphioxus trägt trotz aller äußeren Aehnlichkeit stets der Anlage nach und als solche für uns nicht erkennbar die Merkmale ihres Typus und ihrer Klasse an sich, nur noch im unentwickelten Zustand; alle Gastrulastadien sind also in Wahrheit ebenso weit voneinander unterschieden, wie die nach allen ihren Merkmalen ausgebildeten Lebewesen.

Daß gewisse Formzustände in der Entwickelung der Tiere mit so großer Konstanz und in prinzipiell übereinstimmender Weise wiederkehren, liegt hauptsächlich daran, daß sie unter allen Verhältnissen die notwendigen Vorbedingungen liefern, unter denen sich allein die folgende höhere Stufe der Ontogenese hervorbilden kann. Der einzellige Organismus kann sich seiner ganzen Natur nach in einen vielzelligen nur auf dem Wege der Zellenteilung umwandeln. Daher muß bei allen Metazoen die Ontogenese mit einem Furchungsprozeß beginnen, und Aehnliches läßt sich von jedem folgenden Stadium sagen.

So führt uns die Vergleichung der ontogenetischen Stadien der verschiedenen Tiere teils untereinander, teils mit den ausgebildeten Formen niederer Tiergruppen zur Erkenntnis allgemeiner Gesetze, von welchen der Entwickelungsprozeß der organischen Materie beherrscht wird.

Es ist daher auch nicht zu billigen, wenn man den Begriff der Homologie mit dem Begriff wirklicher Blutsverwandtschaft zu verquicken und aus ihm zu erklären sucht. Denn dadurch macht man für das ganze Lehrgebäude der vergleichenden Morphologie die Hypothese zur Grundlage; vielmehr hat die vergleichende Anatomie und vergleichende Entwickelungsgeschichte die Organismen nur nach dem Maßstabe ihrer größeren und geringeren Aehnlichkeit, wobei allerdings alle Organisationsverhältnisse zu berücksichtigen sind, die Organe nach ihren Lagebeziehungen, ihrem Bau und der Art ihrer Entwickelung zu vergleichen und hieraus allgemeine Regeln zu ziehen, zu welchen sich dann in zweiter Reihe noch die Frage nach Abstammung und Blutsverwandtschaft als etwas Hypothetisches hinzugesellen kann.

Ebenso verbietet es sich, die vergleichend-morphologischen kurzweg als phylogenetische Methoden zu bezeichnen. Schon 1875 hat

sich hierüber Alexander Braun (1875, p. 245, 246) in folgender Weise geäußert: „Es ist begreiflich, daß man die Bedeutung des neuen Standpunktes überschätzte und von der Abstammungslehre mehr erwartete, als sie zu leisten fähig ist, daß man in ihrer Anwendung eine neue Methode gefunden zu haben glaubte, wo es sich in der That nur um ein Resultat der früheren Methode und einen dadurch erweiterten Gesichtspunkt handelte."

„Nicht die Descendenz ist es, welche in der Morphologie entscheidet, sondern umgekehrt, die Morphologie hat über die Möglichkeit der Descendenz zu entscheiden." „Dieselbe Verkennung der von der Abstammungslehre unabhängigen Bedeutung der Morphologie liegt in der Behauptung, daß von einer Homologie der Organe nur die Rede sein könne unter der Voraussetzung gemeinsamer Abstammung oder, wie Strasburger sich ausdrückt, daß die Vergleichung selbst schon Phylogenese sei, da sie nur unter der Voraussetzung gelte, daß man es mit Dingen von gleichem Ursprung zu thun habe. Es kommt darauf an, was man unter gleichem Ursprung versteht. Den Würfeln, in welchen das Kochsalz krystallisiert, wird man den gleichen Ursprung nicht absprechen, aber von einer gemeinsamen Abstammung derselben, von einem Urwürfel des Kochsalzes wird man nicht reden können. So könnte man auch im Gebiete des Organischen eine gleiche Art des Ursprungs typisch übereinstimmender Formen sich denken ohne äußeren Zusammenhang der Entwickelung" —.

An die Besprechung der führenden, auf der Zellentheorie und auf der Descendenztheorie basierten Ideen möge sich noch eine kurze Uebersicht anschließen über die auf speciellere Probleme gerichtete wissenschaftliche Arbeit, welche in keinem Zeitraum so fruchtbar und erfolgreich wie in den letzten 50 Jahren gewesen ist. Groß wie nie zuvor ist die Schar embryologischer Forscher in allen Staaten Europas und Nordamerikas; auch in Japan bildete sich unter Mitsicuri und Ishikawa eine tüchtige Embryologenschule aus.

Aus jeder Klasse der Wirbeltiere fanden einzelne Repräsentanten jetzt ihre monographische Bearbeitung. Mit der Entwickelung des Amphioxus beschäftigten sich so ausgezeichnete Beobachter wie Kowalevsky und Hatschek und schufen hier eine Grundlage, auf welche man bei der Untersuchung anderer Wirbeltierklassen immer wieder zurückzugehen suchte. Aus der Klasse der Cyclostomen untersuchten M. Schultze, Kupffer, Götte u. a. Petromyzon und neuerdings Dean das so abweichende Verhältnisse darbietende Bdellostoma auf ihre Entwickelung. Die Teleostier und Ganoiden bearbeiteten Lereboullet, Oellacher, Henneguy, Agassiz, His, Whitman u. a. Von hervorragender Wichtigkeit wurde die ausgezeichnete Monographie „On the development of Elasmobranch fishes" des so früh verstorbenen Balfour (1878). Sie wurde der Ausgangspunkt einer sehr großen Reihe der wichtigsten, zu weiterer Ergänzung dienenden Untersuchungen. Eine Monographie der Amphibienentwickelung lieferte Götte in seinem Werk über die Unke. Das Hühnchen wurde von His von neuem bearbeitet, verschiedene Vertreter der Reptilien wurden von Rathke, Agassiz, Strahl, Will, Mehnert, Mitsicuri untersucht.

Das schwierige, kostspielige und zeitraubende Studium der Säugetierentwickelung wurde von vielen Seiten in Angriff genommen. Auf BISCHOFF, dem wir verschiedene Monographieen über Kaninchen, Meerschweinchen, Hund und Reh verdanken, folgten VAN BENEDEN, welcher Kaninchen und Fledermaus, BONNET, welcher Hund und Wiederkäuer, KEIBEL, welcher das Schwein, HUBRECHT, welcher Nagetiere, SELENKA, welcher die Beuteltiere, CALDWELL und SEMON, welche die Monotremen zum Gegenstand ihrer embryologischen Arbeiten machten. Von der Entwickelung des Menschen endlich lieferte HIS eine grundlegende Untersuchung in seiner Anatomie menschlicher Embryonen, an welche sich zahlreiche Einzeldarstellungen von Embryonen aus der 1. bis 3. Woche von FOL, SPEE, MALL, CHIARUGI, PHISALIX und vielen anderen anschlossen.

Noch eifriger wurde, zumal von vergleichenden Gesichtspunkten aus, das Studium einzelner Stadien des Entwickelungsprozesses und einzelner Organsysteme betrieben. Der Ausbau der Keimblattlehre stand viele Jahrzehnte hindurch im Mittelpunkt der wissenschaftlichen Diskussion. Durch HAECKEL's bahnbrechende Gastraeatheorie (1874, 1875) und durch die gleichzeitig erschienene, berühmte Planulatheorie von LANKASTER (1873, 1877) wurde es möglich, die beiden primären Keimblätter von der einfachen Grundform der Gastrula, resp. Planula abzuleiten. Durch die Cölomtheorie von LANKESTER, OSCAR und RICHARD HERTWIG (1881) fiel Licht auf den Ursprung und die Bedeutung des mittleren Keimblattes. Die Frage nach dem Urmund in den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere, nach seiner Bedeutung und seinem Schicksal wurde von den verschiedensten Seiten zu lösen versucht (BALFOUR, RAUBER, HATSCHEK, KOWALEVSKY, RABL, DUVAL, OSCAR HERTWIG etc.)

Die kurzen Bemerkungen mögen hier genügen, da in dem dritten Kapitel auf die Geschichte der Keimblattlehre noch genauer eingegangen werden wird. Aus demselben Grunde kann hier aus der Geschichte der Organogenese ebenfalls nur eine knappe Zusammenstellung des Wichtigsten Platz finden.

Die Entwickelung der Eihäute und der Placenta bildet ein beliebtes, stets wieder von neuem in Angriff genommenes Thema. Unter den zahlreichen Forschern, die sich mit ihm beschäftigt haben, sind besonders zu nennen: TURNER und ERCOLANI, VAN BENEDEN, STRAHL, OSBORN und DUVAL, WALDEYER, LANGHANS und SEDGWICK MINOT, von Gynäkologen HOFMEIER, LEOPOLD und RUGE.

Zu einer Reihe glänzender Entdeckungen führt das mit Eifer in Angriff genommene Studium der Ontogenese des Urogenitalsystems. Nach den grundlegenden Arbeiten von RATHKE und JOH. MÜLLER haben sich auf diesem Gebiete besonders ausgezeichnet: WALDEYER, SEMPER, BALFOUR, FÜRBRINGER, SPENGEL, FLEMMING, RÜCKERT, RABL, BOVERI, SEMON, FELIX etc.

Das Gehirn wird auf seine Entwickelung eingehend untersucht von MIHALCOVICS, von HIS, KUPFFER u. a., das Gehörorgan von BÖTTCHER, das Auge von KESSLER, das Geruchsorgan von MIHALCOVICS. Der Darmkanal und seine Drüsen werden bearbeitet von TOLDT, BRACHET, die Derivate der Kiemenspalten von KÖLLIKER, STIEDA, BORN, MAURER, PRENANT u. a., die Zähne und Zahngebilde von ROBIN und MAGITOT, TOMES, HERTWIG, KOLLMANN, RÖSE u. a. Das in älterer Zeit von RATHKE genauer untersuchte Gefäßsystem

und das Herz finden neue Bearbeiter in His, Born, Hochstetter, die Entwickelung des Zwerchfells und Herzbeutels klären auf: Brachet, Uskow, Ravn, Swaen. Zahlreich sind die Forscher, die sich mit der Entwickelung des Skeletts, besonders auch des Schädels, beschäftigt haben: Gegenbaur, Kölliker, Parker, Jacobson, Spöndli, Hertwig, Götte, Hasse, Rosenberg, Ruge, Stöhr, Froriep, Mollier, Braus, Wiedersheim, Gaupp.

Durch die Genannten, denen sich noch viele andere, zum Teil nicht minder verdiente Forscher anschließen, ist in 4 bis 5 Decennien ein sehr umfangreiches Wissensmaterial zusammengetragen, gesichtet und unter allgemeine Gesichtspunkte gebracht worden, so daß wir fast in die Entwickelung eines jeden Organsystems mehr oder minder vollständige, hier und da schon erschöpfende Einblicke gewonnen haben. Immer schwieriger wird es, auf dem Gebiete der Organogenese neue, grundlegende Entdeckungen zu machen.

Auch in Lehrbüchern hat die Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere in dem letzten Zeitraum viele zusammenfassende Darstellungen erfahren. Hier ist in erster Linie zu nennen die in erster Auflage 1861 erschienene Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere von Kölliker, eine Quelle der Belehrung für die ältere Generation der Embryologen, ein Lehrbuch, das sich durch zahlreiche Holzschnitte auszeichnete, wie sie in gleicher Vollkommenheit auf diesem Gebiete vorher nicht existierten. Eine neue Bearbeitung desselben wurde 1897 durch Oscar Schultze veranstaltet. Ein großes vergleichend-embryologisches Wissensmaterial wurde 1881 zusammengestellt in dem durch eine Fülle allgemeiner Gesichtspunkte ausgezeichneten Handbuch der vergleichenden Embryologie von Balfour. 1886 erschien das Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere von Oscar Hertwig, in welchem der Verfasser die vergleichend-genetische Methode zur Grundlage der Darstellung machte und besonders die allgemeinen theoretischen Probleme in den Vordergrund stellte. In 6 Auflagen fand es rasch eine weite Verbreitung und wurde in die englische, französische, italienische und russische Sprache übersetzt. Ein ähnliches Prinzip der Darstellung befolgten hierauf Prenant, Sedgwick Minot und Mihalcovics in ihren vortrefflichen Lehrbüchern: Prenant, Eléments d'embryologie de l'homme et des vertébrés, 1891; Ch. S. Minot, Human Embryology, 1892; Mihalcovics, Fejlödéstan, 1899. Unter ihnen zeichnet sich Minot's Entwickelungsgeschichte durch ein gründliches Studium der einschlägigen Litteratur aus. Außerdem sind noch hervorzuheben: Romiti's, Hoffmann's, Schäfer's, Marshall's, Kollmann's, Bonnet's, Schenk's Lehrbücher; Haeckel's auf einen weiteren Leserkreis berechnete, 1891 in 4. Auflage herausgegebene Anthropogenie und Duval's Atlas d'embryologie, 1888. Ein größeres embryologisches Tafelwerk, das für den Forscher ein wichtiges, unentbehrliches Hilfsmittel zur raschen und genauen Orientierung zu werden verspricht, sind die von Keibel herausgegebenen, in Lieferungen erscheinenden Normentafeln der Entwickelungsgeschichte.

II. Die physiologische Richtung in der entwickelungsgeschichtlichen Forschung.

Auch von physiologischen Gesichtspunkten aus kann man den Entwickelungsprozeß der Organismen in der verschiedensten Weise zum Gegenstand wissenschaftlichen Studiums machen. Nicht zufrieden mit der anatomischen Untersuchung und Vergleichung der entwickelten und in Entwickelung begriffenen Formen der Lebewesen, mit den Gesetzen und mit dem System, das man auf diese Weise erhält, wirft man auch noch die Frage nach den Ursachen auf, welche den Entwickelungsprozeß bewirken. Man versucht, wie His sich ausdrückt, „jede Entwickelungsstufe mit allen ihren Besonderheiten als notwendige Folge der unmittelbar vorangegangenen“ zu begreifen (1874, p. 2). Zu der reinen Beobachtung tritt hier als wichtiges Hilfsmittel das biologische Experiment hinzu. Man kann diese Seite der Entwickelungslehre wohl am passendsten als Entwickelungsphysiologie oder auch als experimentelle Entwickelungslehre von der vergleichend-morphologischen Richtung unterscheiden.

Schon der früher beschriebene Versuch C. Fr. Wolff's, die Entwickelung eines Organismus durch die Wirkungen seiner Vis essentialis, aus Strömungen eines Säftegemisches nach besonderen Wachstumspunkten hin und aus Attraktion und Repulsion verschiedener Stoffe zu erklären, läßt sich als eine entwickelungs-physiologische Hypothese bezeichnen. Später hat sich Lotze in seiner „allgemeinen Physiologie des körperlichen Lebens“ (1851) wieder eingehender mit den Ursachen der Gestaltbildung beschäftigt. Namentlich aber hat His der auf der Descendenztheorie fußenden phylogenetischen Richtung die Aufgaben einer besonderen Entwickelungsphysiologie entgegengestellt in seinen Briefen an einen befreundeten Naturforscher: Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung (1874). Durch Gründung eines eigenen „Archivs für Entwickelungsmechanik der Organismen“ hat Roux die Arbeiten der physiologischen Richtung, die bis dahin in anderen Zeitschriften zerstreut erschienen waren, in einen Brennpunkt zu vereinigen gesucht.

Wenn wir nach den Errungenschaften auf diesem Gebiete im 19. Jahrhundert fragen, so ist an erster Stelle auf die grundlegenden Entdeckungen hinzuweisen, durch welche die Physiologie der Zeugung ein ganz neues Aussehen gewonnen hat. Der alte Streit der Animalculisten und Ovisten fand jetzt erst seine befriedigende Lösung durch die genaue Feststellung der Erscheinungen des Befruchtungsprozesses. Am Echinodermenei wurde durch Oscar Hertwig (1875) der Nachweis geführt, daß ein Samenfaden in den Dotter eindringt, daß sein Kopf, welcher aus Chromatin besteht und nach den älteren Untersuchungen von La Valette vom Kern der Samenbildungszelle abstammt, zu einem Samenkern wird, daß Ei und Samenkern einander entgegenwandern und durch ihre Vereinigung den Keimkern liefern, von welchem die weiteren Entwickelungsvorgänge beherrscht werden. Somit haben sowohl die Ovisten als die Animalculisten in gewissem Sinne recht behalten, die einen, wenn sie das neue Geschöpf vom Ei, die anderen, wenn sie es vom Samenfaden herleiteten. Nur ist jetzt die Vorstellung eines Geschöpfes

en miniature durch den Begriff der Anlagesubstanz ersetzt worden. Durch den Nachweis, daß bei der Zeugung eine väterliche und eine mütterliche Anlage sich vereinigen, war jetzt in befriedigender Weise eine materielle Grundlage für die Thatsache gewonnen, daß das Kind ein Mischprodukt aus den Eigenschaften seiner beiden Erzeuger darstellt, und so eine Schwierigkeit beseitigt, derer Gewicht HALLER, BONNET und andere Evolutionisten wohl empfanden, aber auch durch Hilfshypothesen nicht zu beseitigen wußten.

Eine außerordentlich umfangreiche Litteratur ist seit 1875 über die Befruchtung und die mit ihr in Zusammenhang stehenden Prozesse entstanden. Durch zahlreiche Untersuchungen wurde die Gesetzmäßigkeit der Befruchtungsvorgänge für das Pflanzenreich durch STRASBURGER und GUIGNARD etc., für das Tierreich durch FOL, FLEMMING, SELENKA, VAN BENEDEN, BOVERI und viele andere, für Protozoen durch RICHARD HERTWIG und MAUPAS festgestetlt. Ferner wurde unsere Erkenntnis des Prozesses auch noch weiter vertieft 1) durch die von E. VAN BENEDEN (1883) entdeckte Thatsache, daß Ei- und Samenkern genau äquivalente Mengen von färbbarer Kernsubstanz zur Konstituierung des Keimkerns liefern, und 2) durch den gleichfalls von ihm geführten Nachweis, daß bei der Teilung der Eizelle die beiden Tochterzellen infolge der Längsspaltung der im Keimkern enthaltenen Chromosomen väterlicher und mütterlicher Herkunft gleich viel Kernsubstanz von beiden Eltern erhalten. Hierzu gesellte sich bald auch noch die Entdeckung der Reduktionsteilung, welche durch VAN BENEDEN, BOVERI, WEISMANN, O. HERTWIG, VOM RATH, RÜCKERT, HAECKER, BRAUER u. a. aufgeklärt wurde.

Die beim Studium des Befruchtungsprozesses neu gewonnenen Thatsachen wurden die Grundlage für eine Theorie der Vererbung, welche O. HERTWIG (1884) und STRASBURGER (1884) gleichzeitig und unabhängig voneinander veröffentlichten. Beide stellten die Hypothese auf, daß Ei- und Samenkern die Träger der mütterlichen und väterlichen Erbmasse oder der von NÄGELI „Idioplasma“ genannten Substanz sind. Als Beweise für diese Auffassung führte O. HERTWIG an, 1) den Verlauf des Befruchtungsprozesses, 2) die Aequivalenz der von den beiden Erzeugern bei der Befruchtung zusammentretenden Kernstoffe, 3) die an keiner Stelle unterbrochene Kontinuität der Kerngenerationen, 4) die komplizierten Erscheinungen der Karyokinese, welche auf eine gleichmäßige Verteilung der Kernsubstanzen hinauslaufen. In der Erbmasse erblickten HERTWIG und NÄGELI eine hochorganisierte Substanz von einer verwickelten micellaren Struktur.

Noch in vielen anderen Richtungen erfuhr die Physiologie der Zeugung einen weiteren Ausbau. Die von BONNET entdeckte Parthenogenese wurde in ihrem Vorkommen und in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren im Tierreich genauer studiert, vor allen Dingen von SIEBOLD und WEISMANN; dabei wurde die interessante Thatsache festgestellt, daß parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper bilden (WEISMANN, BLOCHMANN, BRAUER etc.). Die Erscheinungen und Ergebnisse der Bastardbefruchtung wurden an Echinodermen durch OSCAR und RICH. HERTWIG, an Amphibien durch PFLÜGER und BORN, sowie an mehreren anderen Objekten, verfolgt. Auch in die Geheimnisse der vegetativen Affinität, mit welcher sich bisher fast ausschließlich Botaniker an Pflanzen beschäftigt hatten, versuchten einzelne Forscher jetzt auf tierischem Gebiete Einblicke zu gewinnen,

BORN, indem er Teilstücke von Embryonen verschiedener Amphibien durch Pfropfung zu vereinigen suchte, WETZEL und JOEST, von denen der eine gleiche Experimente mit verschiedenen Hydraarten, der andere mit verschiedenen Arten von Regenwürmern ausführte, PAUL BERT, indem er die Schwanzspitze von einem Nagetier in die Haut anderer verwandter Nager verpflanzte.

Eine besondere Aufgabe haben die Vertreter der Entwickelungsphysiologie mit Recht in der genaueren Erforschung der embryonalen Wachstumsvorgänge gesucht. In den schon erwähnten Briefen hat HIS das „Prinzip des ungleichen Wachstums" aufgestellt, auf die Notwendigkeit hingewiesen, durch Ausführung von Messungen sich hierüber genauer zu unterrichten, und selbst auch mehrere solcher Untersuchungen ausgeführt. Bald nach der Entdeckung der Karyokinese und der Einführung verbesserter Methoden zu ihrer Darstellung erkannte man, daß ein ausgezeichnetes Mittel zum Studium der Orte beschleunigten Wachstums der Nachweis der Zahl der Kernteilungsfiguren sei. ALTMANN lenkte die Aufmerksamkeit auf die Häufigkeit der Mitosen an der Innenfläche des Medullarrohres; BIZZOZERO studierte das Drüsenwachstum durch Untersuchung der Mitosen, KEIBEL u. a. die Verteilung der Mitosen in der Keimscheibe und ihre Anhäufung in der Umgebung der Primitivrinne.

Man hat die durch ungleiches Wachstum bedingten Vorgänge, welche zur Entstehung der verschiedensten Organe führen, in zwei Gruppen geteilt, in die Faltenbildung (Aus- und Einstülpung) epithelialer Lamellen, und in die Auswanderung von Zellen aus dem epithelialen Verbande. Nachdem schon PANDER (1817) die Bedeutung der Faltenbildung für die Entstehung der Organe klar erkannt hatte, haben sich HIS, RAUBER, OSCAR und RICHARD HERTWIG mit ihr eingehender beschäftigt. Letztere (1879—81) lenkten in ihren Schriften zur Blättertheorie die Aufmerksamkeit auf die Cölenteraten, ein ausgezeichnetes Objekt, in dessen ganzer Organisation sich das Prinzip der Faltenbildung epithelialer Lamellen bis in das kleinste Detail auf das klarste durchgeführt zeigt. Auch läßt sich hier als physiologische Ursache für das ungleiche Wachstum einer Zellmembran das ungleiche Funktionieren ihrer verschiedenen Abschnitte erkennen. Es werden nämlich Teile einer Membran stärker wachsen und sich einfalten müssen, wenn sie vermöge ihrer Lage mehr als benachbarte Strecken für irgend einen besonderen Zweck funktionell in Anspruch genommen werden.

Unter den Wachstumsvorgängen haben die überraschenden Thatsachen der Regeneration schon in früher Zeit das lebhafteste Interesse der Physiologen auf sich gezogen. Nachdem die ersten grundlegenden Beobachtungen durch TREMBLEY, BONNET, SPALLANZANI, RÉAUMUR an Hydra, an Lumbricinen und Naiden, an Amphibien, Eidechsen und an Krebsen gesammelt worden waren, haben in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts BLUMENBACH und DUGÈS die Lehre von der Regeneration weiter gefördert, namentlich aber ist ihr eine größere Beachtung wieder in den letzten Jahrzehnten zu teil geworden.

Als besonders erfolgreiche Forscher auf diesem Gebiet sind LOEB und WOLFF hervorzuheben. An experimentelle Errungenschaften der Botaniker anknüpfend, hat LOEB (1891/92) die durch Abtrennung oder Verletzung von Körperteilen hervorgerufenen Wachstumsvorgänge in die Regenerationen im engeren Sinne und in die Heteromorphosen eingeteilt. Von einer Regeneration spricht er, wenn von der Wundstelle

aus das verloren gegangene Organ in der früheren Weise wieder neu gebildet, also einfach ersetzt wird, dagegen liegt eine Heteromorphose vor, wenn infolge besonderer, meist nicht näher zu analysierender Bedingungen neue Organe gebildet werden, welche dem betreffenden Orte oder dem produzierenden Gewebe ursprünglich fremd sind. Durch sinnreiche Experimente hat LOEB eine größere Auswahl hochinteressanter Heteromorphosen bei Hydroidpolypen, bei Cerianthus, bei Ascidien hervorzurufen verstanden. — Große Verwunderung rief in Anatomenkreisen die von COLUCCI und WOLFF gemachte, von ERIK MÜLLER u. a. bestätigte Entdeckung hervor, daß im Auge der Tritonen nach vollständiger Extraktion der Linse eine vollkommene normale neue Linse entsteht, aber jetzt nicht von ihrem ursprünglichen Mutterboden, sondern von einem mit der ontogenetischen Linsenentwickelung in gar keiner Beziehung stehenden Orte, nämlich von dem Epithel des oberen Irisrandes.

Wenn man von einem allgemeineren Standpunkte aus nach den Ursachen fragt, welche die Besonderheiten eines Entwickelungsprozesses und des Wachstums bewirken, so kann man dieselben in zwei große Gruppen einteilen, in die äußeren und in die inneren Faktoren der organischen Entwickelung. Eine Uebersicht über dieselben haben SPENCER (1876) in seinen Prinzipien der Biologie und OSCAR HERTWIG (1898) im zweiten Band seiner allgemeinen Anatomie und Physiologie gegeben. Beide Faktoren sind in gewissem Maße dem Experiment zugänglich.

Ueber die äußeren Faktoren der Entwickelung liegt eine Reihe experimenteller Untersuchungen aus den letzten Jahrzehnten vor, nachdem zuvor schon auf botanischem Gebiete SACHS, PFEFFER u. a. erfolgreich vorgegangen waren. Der Einfluß von Licht, Wärme, Schwerkraft, Druck, Zug, chemischen Stoffen auf den Ablauf der tierischen Entwickelung wurde von ROUX, SCHULTZE, OSCAR HERTWIG, DARESTE, DORFMEISTER, WEISMANN, MERISFIELD, NUSSBAUM, MAUPAS, HERBST, KASSOWITZ, GIES, POUCHET und CHABRY, SCHMANKEWITSCH, WEGNER etc. untersucht.

Viel wichtiger als die äußeren sind bei den Tieren die inneren Faktoren der organischen Entwickelung, d. h. die Ursachen, die in der specifischen Organisation der Anlagesubstanz gegeben sind und bewirken, daß jeder Entwickelungsprozeß in artgemäßer Weise nach einem bestimmten Ziele seinen Ablauf nimmt. Wie dies geschieht, ist seit 10 Jahren viel diskutiert worden und hat zu einer Reihe wichtiger Experimente sowie zur Ausarbeitung mehrerer Theorieen geführt, in denen sich vornehmlich zwei entgegengesetzte Standpunkte vertreten finden.

Der eine Standpunkt ist in der von WEISMANN (1892) veröffentlichten Keimplasmatheorie am schärfsten vertreten worden. Wie schon andere Forscher vor ihm, nimmt WEISMANN an, daß im Ei und zwar in seinem Zellenkern, eine besondere Substanz, das Keimplasma, unterschieden werden muß, welches Träger der erblichen Eigenschaften jeder Organismenart ist. Er läßt es aus sehr vielen verschiedenen Stoffteilchen zusammengesetzt sein, da nach seiner Annahme in ihm alle Zellen oder Zellgruppen, welche selbständig vom Keim aus veränderlich sind, also alle einzelnen Gewebs- und Organzellen des ausgebildeten Organismus, durch kleine, besondere Einheiten, die Determinanten, vertreten werden, deren Zahl sich auf viele Hunderttausende

belaufen kann. Die Determinanten sind die Träger der Zelleneigenschaften; sie bauen sich, da die Eigenschaften einer Zelle verschiedenartige sein können, selbst wieder aus noch kleineren Einheiten, den Biophoren, auf, durch welche je eine einzelne Eigenschaft der Zelle repräsentiert wird. Ferner läßt WEISMANN die Determinanten im Keimplasma fest lokalisiert und zu einer komplizierten Architektur verbunden sein. Er nennt die so entstandene höhere Einheit ein Id. Sie ist der Inbegriff aller zum Aufbau eines Individuums der Art nötigen Determinanten.

„Biophoren, Determinanten, Iden, Architektur des Keimplasmas sind Annahmen, gemacht zu dem Zwecke, um mit ihnen die Frage nach den Ursachen der morphologischen und histologischen Sonderung, die sich im Entwickelungsprozesse des Eies vollzieht, zu erklären. Hierzu dient die Hypothese, daß die Determinanten beim Entwickelungsprozeß durch einen im Ei ebenfalls vorausbestimmten und geregelten, aber seiner Natur nach durchaus unbekannten und rätselhaften Mechanismus allmählich wieder auseinandergelegt und auf die einzelnen Zellen, die sie nun in ihrem Charakter bestimmen, verteilt werden. Nach der Vorstellung von WEISMANN „spaltet sich das Keimplasma-Id, wenn der Furchungsprozeß beginnt, wenn nicht stets, so doch bei sehr vielen Zell- und Kernteilungen, in immer kleinere Gruppen von Determinanten, so daß an Stelle einer Million verschiedener Determinanten, die etwa das Keimplasma-Id zusammensetzen möge, auf der folgenden ontogenetischen Stufe jede Tochterzelle deren nur noch eine halbe Million, jede der darauf folgenden Stufen nur eine viertel Million u. s. w. enthält. Zuletzt bleibt in jeder Zelle nur noch e i n e Art von Determinanten übrig, welche die betreffende Zelle oder Zellengruppe zu bestimmen hat“.

Als das Mittel, dessen sich die Natur zu dem wunderbar verwickelten Zerlegungsprozesse des Keimplasmas bedient, bezeichnet WEISMANN die Zell- und Kernteilung. Er unterscheidet nämlich 2 Arten derselben, eine erbgleiche oder integrelle und eine erbungleiche oder differentielle.

Die erbgleiche Teilung beruht auf einer Verdoppelung der Determinanten durch Wachstum und auf ihrer ganz gleichmäßigen Verteilung auf die Idhälften, welche sich bei der Karyokinese bilden und voneinander trennen; sie tritt bei Embryonalzellen und später bei Gewebezellen ein, welche Tochterzellen der gleichen Art hervorbringen.

Die erbungleiche Teilung dagegen wird durch ungleiche Gruppierung der Determinanten während ihres Wachstums eingeleitet; infolgedessen spalten sich die Iden derartig, daß ihre Determinanten in sehr verschiedenen Kombinationen auf die Tochteriden übertragen werden. Diese Art der Halbierung des Keimplasmas spielt bei der Umwandlung des Eies in den fertigen Organismus die eigentliche Hauptrolle. Nur durch ihre richtige Funktionierung ist es möglich, daß die im Keimplasma eingeschlossenen zahllosen Determinanten so entwickelt werden, daß sie, zur rechten Zeit an den richtigen Ort gebracht, die morphologische und histologische Sonderung der vom Ei abstammenden Zellen bewirken.

Den WEISMANN'schen verwandte Ansichten hat ROUX, veranlaßt durch Experimente am Froschei, in seiner M o s a i k t h e o r i e ausgesprochen.

Der entgegengesetzte Standpunkt wird von NÄGELI, von OSCAR HERTWIG (1898) und von DRIESCH vertreten und hat besonders in der Theorie der Biogenesis eine eingehendere Begründung unter Zurückweisung der WEISMANN'schen Annahme gefunden. Der Gedankengang der „Biogenesis" ist in kurzem folgender:

Da alle Organismen während ihrer Entwickelung einmal den einzelligen Zustand durchlaufen, so sind in diesem alle konstanten oder wesentlichen Merkmale, durch welche sich Art von Art unterscheidet, in ihrer einfachsten Form enthalten oder gewissermaßen auf ihren einfachsten Ausdruck gebracht. Es giebt daher überhaupt so viele voneinander grundverschiedene Arten von Zellen, als es verschiedene Arten von Pflanzen und Tieren giebt. Dies führt zur Annahme, daß die Zellen eine feinere, unser Erkenntnisvermögen zur Zeit übersteigende micellare Organisation besitzen müssen, vermöge welcher sie Träger der Arteigenschaften sind. Im einzelnen sich eine Vorstellung von ihrer Organisation zu machen, wie es WEISMANN mit seiner Id- und Determinantenlehre gethan hat, erscheint beim Fehlen jeder empirischen Grundlage nicht möglich, dagegen lassen sich im Hinblick auf Erscheinungen des Befruchtungsprozesses Gründe für die Ansicht geltend machen, daß die Substanz, welche Träger der Arteigenschaften ist und im Zeugungsprozesse als Erbmasse (Idioplasma) von den Eltern auf das Kind übertragen wird, im Zellenkern eingeschlossen ist.

Den Hauptdifferenzpunkt zur Keimplasmatheorie von WEISMANN bildet die Antwort auf die Frage, wie aus der Zelle und ihren unsichtbaren Arteigenschaften die zusammengesetzte Organismenart oder die Individualität höherer Ordnung mit ihren sichtbaren Arteigenschaften hervorgeht. Die Theorie der Biogenesis verwirft die von WEISMANN gemachte fundamentale Annahme von der erbungleichen Teilung der Zelle und mit ihr die ganze Determinantenlehre, weil sie mit einer der ersten Grundlehren der Zeugung in Widerspruch steht. Denn eine physiologische Grundeigenschaft eines jeden Lebewesens ist das Vermögen, seine Art zu erhalten. Die Zelle, welche einem übergeordneten Organismus den Ursprung giebt, kann sich nur durch erbgleiche Teilung vermehren und produziert nur auf diesem Wege die unzähligen Generationen von Zellen, welche alle Träger der Arteigenschaften oder der Erbmasse sind.

Die Erklärungsgründe, welche WEISMANN durch den erkünstelten Prozeß der Auseinanderlegung der im Idioplasma vereinten Determinanten zu gewinnen versucht hat, sind in dem Prozeß der sozialen Vereinigung der Zellen mit ihrer Arbeitsteilung und Integration zu suchen. Denn das sich vermehrende, aus artgleich organisierten Einheiten zusammengesetzte Aggregat nimmt bei seinem Wachstum bestimmte Formen an, welche auf jeder Stufe des Wachstums die Folgen sind 1) des Einflusses zahlloser äußerer Faktoren und 2) noch mehr der unendlich komplizierten Wirkungen, welche die immer zahlreicher werdenden elementaren Lebenseinheiten aufeinander ausüben. Die einzelnen Zellen, obschon der Art nach gleich als Abkömmlinge einer gemeinsamen Mutterzelle, geraten infolge des Wachstumsprozesses räumlich und zeitlich unter ungleiche Bedingungen. Einmal

nehmen sie im Aggregat verschiedene Stellungen ein, durch welche ihre Beziehungen zueinander, zum Ganzen und zur Außenwelt bestimmt werden, sie erhalten gewissermaßen ein ihre Wirkungsweise beeinflussendes Raumzeichen; sie werden räumlich determiniert. Die einen werden z. B. um den animalen, die anderen um den vegetativen Pol des Eies gruppiert; die einen kommen ins äußere, die anderen ins innere Keimblatt zu liegen, die einen erhalten eine Lage in der Umgebung des Urmundes (Nervenplatte, Chorda), die anderen in größerer Entfernung von diesem für die Organbildung wichtigen Orte. Somit geraten bei ihrem Zusammenwirken die artgleichen Zellen in verschiedene Zustände gemäß ihrer verschiedenen Position. Die Zellen werden aber auch außerdem noch dadurch determiniert, daß sie der Zeit nach unter wechselnde räumliche Bedingungen, welche wieder für die einzelnen Gruppen verschieden sind, geraten; sie erhalten eine verschiedene Geschichte. Indem in ihnen die früher durchlaufenen Zustände nachwirken, werden sie nicht nur durch die momentan gegebenen, sondern auch durch die zeitlich vorausgegangenen Beziehungen determiniert.

In diesem Prozesse werden durch die Bedingungen, unter welche die Zellen in der Zeitfolge und in ihrer räumlichen Verteilung geraten sind, mit einem Worte durch ihre Specialentwickelungsgeschichten die Anlagen, welche die Erbmasse einer Artzelle ausmachen, allmählich offenbar, und zwar offenbaren sie sich einmal darin, daß die einzelnen Zellen die jeder Stufe entsprechende Anordnung annehmen, und zweitens darin, daß sie auf jeder Stufe eine immer bestimmter werdende Funktion und eine ihr entsprechende, immer ausgeprägter werdende Struktur gewinnen.

Zwischen den einzelnen Ontogenieen aber wird die Kontinuität der Entwickelung dadurch gewahrt, daß aus dem Aggregat der Artzellen einzelne sich ablösen und wieder den Ausgangspunkt für neue Entwickelungsprozesse abgeben.

Das ist in wenigen Worten der wesentliche Inhalt der Theorie der Biogenesis.

Von großer Bedeutung für die Entscheidung in den strittigen Fragen sind mehrere Experimente geworden, durch welche in den letzten Jahren unsere Einsicht in das Wesen des organischen Entwickelungsprozesses eine bedeutende Vertiefung erfahren hat; sie sind von CHABRY, ROUX, DRIESCH, OSCAR HERTWIG, WILSON, ZOJA, HERLITZKA, OSCAR SCHULTZE, WETZEL, FISCHEL u. a. ausgeführt worden und zielen darauf ab, entweder die ersten Furchungskugeln des Eies vollständig voneinander zu trennen und sich getrennt entwickeln zu lassen, oder ihr normales Lageverhältnis durch äußere Eingriffe zu stören und dadurch den weiteren Entwickelungsverlauf zu beeinflussen, oder endlich einzelne Zellen abzutöten und dadurch aus dem Entwickelungsverlaufe auszuschalten.

Der größte Teil der Experimente hat zu Ergebnissen geführt, welche deutlich und entschieden für die erbgleiche Teilung der Anlagesubstanz sprechen. Denn wenn bei befruchteten Eiern des Seeigels (DRIESCH) oder des Amphioxus (WILSON) oder einer Meduse (ZOJA) die Teilstücke nach der ersten oder der zweiten Teilung durch Schütteln isoliert wurden, entstanden nicht monströse Bruchstücke eines Embryos, sondern normale Ganzgebilde nur von halber oder viertel Größe im Vergleich zu der aus dem ganzen Ei entstandenen Larve. So

konnte der Experimentator nach Willkür aus einem Ei 2 oder 4 Larven züchten. Wenn die beiden ersten Halbkugeln von Amphioxus sich nur gegeneinander verschoben, so wurden die verschiedensten Arten von Doppelmißbildungen erhalten.

Zu etwas abweichenden Ergebnissen haben ähnliche Experimente an Ctenophoreneiern geführt. Denn die durch Zerlegung des Eies gewonnenen 2 oder 4 Teilstücke zeigten bei ihrer Weiterentwickelung Defekte in der Anzahl der Wimperrippen, so daß CHUN und FISCHEL sie zu Gunsten der Mosaiktheorie von ROUX und der Keimplasmatheorie von WEISMANN verwertet haben, während DRIESCH und MORGAN hierin ein nur scheinbar abweichendes Verhalten sahen und mit den übrigen Ergebnissen glaubten leicht in Einklang bringen zu können.

Wie unser kurzer Ueberblick zeigt, ist auch auf dem Gebiete der Entwickelungsphysiologie eine erhöhte Thätigkeit nach vielen Richtungen hin zu bemerken; schon ist eine Reihe hochbedeutsamer Ergebnisse zu Tage gefördert worden und weitere Fortschritte werden erfolgen, je mehr die Zahl der geeigneten Untersuchungsobjekte vermehrt, die experimentellen Methoden vervollkommnet und neue Gesichtspunkte gewonnen sein werden.

Auch an Versuchen, das in vielen Zeitschriften sehr zerstreute Beobachtungsmaterial durch eine lehrbuchmäßige Darstellung besser zusammenzufassen und weiteren Kreisen nutzbar zu machen, hat es nicht gefehlt. So hat OSCAR HERTWIG einen Teil der entwickelungsphysiologischen Errungenschaften in seinem Lehrbuche: „Die Zelle und die Gewebe, Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie“, besonders in dem 1898 erschienenen zweiten Teile zusammengefaßt. Ferner sind zu nennen das nach anderen Gesichtspunkten angeordnete, aber zum Teil auch Gegenstände der Entwickelungsphysiologie behandelnde Werk von CHARLES BENEDICT DAVENPORT (1899): „Experimental morphology“ in 2 Bänden und das kleinere, nur über das Froschei handelnde Lehrbuch von TH. MORGAN (1897): „The development of the frog's egg. An introduction to experimental embryology“.

Allgemeine Litteraturübersicht.

Vorbemerkung. Im Handbuch sind beim Citieren und bei der Figurenerklärung folgende Abkürzungen in Anwendung gebracht.

A. L. = Allgemeine Litteraturübersicht.
A. L. I. A. L. II. A. L. III = Allgemeine Litteraturübersicht. Erster Teil etc.
S. = Seite. p. = pagina. T. = Tome. Vol. = Volume. Bd. = Band. Aufl. = Auflage. Jhrg. = Jahrgang. Taf. = Tafel. Fig. = Figur(en).
Das Jahr, in welchem eine angeführte Arbeit erschienen ist, ist in fettem Druck hervorgehoben. Wenn von demselben Autor in einem Jahre 2 oder mehr Arbeiten in der Litteraturübersicht aufgeführt sind, findet sich zum Zweck der Unterscheidung beim Citiren der an zweiter, resp. dritter Stelle aufgeführten Arbeit ein Sternchen * resp. ein Kreuz † noch beigefügt (z. B. 1890, 1890*, 1890†).
Die gebräuchlichsten Zeitschriften, in denen sich embryologische Litteratur findet, sind im Anschluß an SCHWALBE's Jahresbericht in folgenden Abkürzungen citiert:

Abh. Akad. Wiss. Berlin = Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin.
Abh. math.-phys. Kl. sächs. Ges. Wiss. = Abhandlungen der mathematisch-physikalischen Klasse der Königlich sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften. Leipzig. 8.
Abh. schles. Ges. vaterl. Kult. Naturw. u. Med. = Abhandlungen der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur. Abteilung für Naturwissenschaften und Medizin. Breslau. 8.
Abh. Senckenberg. naturf. Ges. = Abhandlungen der Senckenbergisch. naturforschenden Gesellschaft. Frankfurt a. M.
Amer. Journ. of morphol. = American Journal of morphology.
Amer. Natur. Phil. = The American Naturalist, a popular illustrated magazine of natural history. Philadelphia. 8.
Amtl. Ber. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte = Amtliche Berichte über die Versammlungen deutscher Naturforscher und Aerzte. 4.
Anat. Anz. = Anatomischer Anzeiger. Centralblatt für die gesamte wissenschaftliche Anatomie. Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft. Jena. 8.
Anat. Hefte = Anatomische Hefte, Wiesbaden. Referate und Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte. 8.
Ann. and Mag. nat. hist. = The Annals and Magazine of natural history.
Ann. des sc. nat. = Annales des sciences naturelles.
Anz. Akad. Wiss. Krakau = Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau. Krakau. 8.
Arch. Anat. u. Phys. = Archiv für Anatomie und Physiologie. Leipzig. 8.
Arch. Anthrop. = Archiv für Anthropologie. Zeitschrift für Naturgeschichte und Urgeschichte des Menschen. Braunschweig. 4.
Arch. antrop. e la etnol. = Archivio per l'antropologia e la etnologia. Organo della Società italiana di antropologia e di etnologia. Firenze. 8.
Arch. biol. = Archives de biologie. Gand. Leipzig und Paris. 8.
Arch. Entwickl.-Mech. = Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen. Leipzig. 8.
Arch. ges. Physiol. = Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Bonn. 8.
Arch. ital. Biol. = Archives italiennes de Biologie. Rome, Turin et Florence. 8.
Arch. mikr. Anat. = Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bonn. 8.
Arch. Physiol. Par. = Archives de physiologie normale et pathologique. Paris. 8.
Arch. pathol. Anat. = Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und klinische Medizin, herausgegeben von Rudolph Virchow. Berlin. 8.
Arch. de sc. biol. St. Pétersb. = Archives de sciences biologiques, publiées par l'institut impérial de médecine expérimentale à St. Pétersbourg. 4.
Arch. zool. exp. et gén. = Archives de zoologie expérimentale et générale. Paris.
Assoc. franç. pour l'avanc. d. sc. C. R. = Association française pour l'avancement de sciences, Comptes rendus. Paris. 8.
Atti Ass. med. lombard. Mil. = Atti della Associazione medica lombarda. Milano. 8.
Atti R. Accad. fisiocritici Siena = Atti della Reale Accademia dei fisiocritici di Siena. 8.
Atti R. Accad. Sc. Torino. Cl. Sc. fis. mat. e nat. = Atti della Reale Accademia delle scienze di Torino. Classe di scienze fisiche, matematiche e naturali. Torino. 8.

Beitr. pathol. Anat. u. allg. Pathol. = Beiträge zur pathologischen Anatomie und zur allgemeinen Pathologie. Jena. 8.
Ber. naturf. Ges. Freiburg = Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg i. B. 8.
Ber. Senckenberg. naturf. Ges. = Bericht der Senckenberg'schen naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M.
Bibliogr. anat. = Bibliographie anatomique. Paris. 8.
Biol. Centralbl. = Biologisches Centralblatt. Leipzig. 8.
Biol. Fören. Förhandl. Stockholm = Biologiska Föreningens Förhandlingar. Verhandlungen des biologischen Vereins in Stockholm. 8.
Boll. scient. = Bolletino scientifico. Pavia. 8.
Boll. mus. di zool. ed anat. compar. di Torino = Bolletino dei musei di zoologia ed di anatomia comparata della R. Università di Torino. Torino. 8.
Boll. Soc. roman. per gli stud. zool. = Bolletino della Società romana per gli studi zoologici. Roma. 8.
Bull. Acad. de méd. de Belgique = Bulletin de l'Académie Royale de médecine de Belgique. Bruxelles. 8.
Bull.'s Soc. anat. Par. = Bulletins de la Société anatomique de Paris. Paris. 8.
Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard College = Bulletins of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College.
Bull. Mus. hist. nat. = Bulletin du Muséum d'histoire naturelle.
Bull. scient. de la France et Belgique = Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. Paris. 8.

C. R. Acad. sc. Par. = Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie de sciences. Paris. 4.
C. R. Soc. biol. Par. = Comptes rendus des séances et mémoires de la Société de biologie. Paris. 8.

Ergebnisse Anat. u. Entwickelungsgesch. = Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Wiesbaden. 8.

Fortschr. Med. = Fortschritte der Medizin. Berlin. 8.

Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. = Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Leipzig. 8.

Jahresber. Fortschr. Anat. u. Entwickelungsgesch. = Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, hrsg. von G. Schwalbe. Jena. 8.
Jahresber. schles. Ges. vaterl. Kultur, Naturw. Abt., Zool. Sekt. = Jahresberichte der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur. Naturwissenschaftliche Abteilung; zoologisch-botanische Sektion. Breslau. 8.
Jenaische Zeitschr. Naturw. = Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Hrsg. von der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena. 8.
J. Hopkins Univ. Circ. = Johns Hopkins University Circulars. Baltimore. 4.
J. Hopkins Univ. Stud. biol. lab. = Johns Hopkins University, Baltimore. Studies from the biological laboratory. Baltimore. 8.
Journ. Anat. and Phys. Lond. = The Journal of Anatomy and Physiology. London. 8.
Journ. de l'anat. et phys. Par. = Journal de l'anatomie et de la physiologie normales et pathologiques de l'homme et des animaux. Paris. 8.
Journ. Morph. Bost. = Journal of Morphology. Boston. 8.
Journ. Physiol. Cambridge = The Journal of Physiology. Cambridge. 8.
Journ. R. micr. Soc. Lond. = Journal of the Royal microscopical Society. London. 8.

Lancet = Lancet. London. 8 and 4.

Mem. R. Accad. sc. Istit. di Bologna = Memorie della Reale Accademia delle scienze dell' Istituto di Bologna. Bologna. 4.
Mitt. zool. Stat. Neapel. = Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel.
Monats.-Ber. Akad. Wiss. Berlin siehe Sitz.-Ber. etc.
Monit. Zool. ital. = Monitore Zoologico italiano. Firenze. 8.
Morphol. Arb. = Morphologische Arbeiten, hrsg. von G. Schwalbe. Jena. 8.
Morphol. Jahrb. = Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Leipzig. 8.

Nature. Lond. = Nature. A weekly illustrated journal of science. London. 8.
Norsk Mag. f. Lägevidensk. Christiania = Norsk Magazin for Lägevidenskaben. Udgived af Lägeföreningens i Christiania. 8.

Philos. Trans. R. Soc. Lond. = Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 4.

Proc. Acad. Nat. Sc. Phil. = Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 8.
Proc. Amer. Assoc. advanc. sc. = Proceedings of the American Association for the advancement of science at the annual meetings. 8.
Proc. Ass. Amer. Anat. = Proceedings of the Association of American Anatomists. Washington. 8.
Proc. biol. Soc. Washington = Proceedings of the Biological Society of Washington. 8.
Proc. R. Soc. Lond. = Proceedings of the Royal Society of London. 8.

Quart. Journ. micr. Sc. = Quarterly Journal of Microscopical Science. London. 8.

R. Ist. Lomb. di sc. e lett. Rendic. = Reale Istituto Lombardo di scienze e lettere. Rendiconti. Milano. 8.
Rend. R. Ist. Lomb. Sc. Lett. = Rendiconti di R. Istituto Lombardo di scienze e lettere. Milano. 8.
Rep. . . . Meet. Brit. Assoc. advanc. Sc. Lond. = Reports of the . . . Meeting of the British Association for the advancement of Science. London. 8.
Rev. scientif. Par. = La Revue scientifique de la France et de l'étranger. Paris. 4.
Ricerche lab. di anat. norm. Univ. Roma = Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normale della R. Università di Roma. 4.

Schmidt's Jahrb. ges. Med. = Schmidt's Jahrbücher der in- und ausländischen gesamten Medizin. Leipzig. 8.
Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin = Sitzungsberichte der Königlich preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin.
Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. = Sitzungsbericht der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. 8.
Sitz.-Ber. Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg = Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg. 8.
Sitz.-Ber. Ges. Morph. Physiol. München = Sitzungsbericht der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. 8.
Sitz.-Ber. math.-physik. Kl. Akad. Wiss. München = Sitzungsberichte der mathematisch-physikalischen Klasse der Königlich bayrischen Akademie der Wissenschaften zu München. 8.

Tagebl. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte = Tageblatt der Versammlungen deutscher Naturforscher und Aerzte.
Trans. N. Y. Acad. sc. = Transactions of the New York Academy of Sciences. New York. 8.
Trans. R. Acad. Med. Ireland. Dubl. = Transactions of the Royal Academy of Medicine in Ireland. Dublin. 8.

Verh. Anat. Ges. = Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft. Jena. 8.
Verh. deutsch. zool. Ges. . . . . Jhrvers. zu . . . . . = Verhandlungen der zoologischen Gesellschaft auf der . . Jahresversammlung zu . . . . .
Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg = Verhandlungen der Physikalisch-medizinischen Gesellschaft in Würzburg.

Zeitschr. Biol. = Zeitschrift für Biologie. München. roy. 8.
Zeitschr. wiss. Zool. = Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Leipzig.
Zool. Anz. = Zoologischer Anzeiger. Leipzig. 8.
Zool. Centralbl. = Zoologisches Centralblatt. Leipzig.
Zool. Jbr. = Zoologische Jahrbücher.

A. L. I.

Litteratur über ältere und neuere entwickelungsgeschichtliche Schriften,
welche in der historischen Einleitung erwähnt sind.

*v. **Baer**, C. E. De ovi mammalium atque hominis genesi. Lipsiae **1827**.*
*— Ueber Entwickelungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. **1828, 1837**. 1828 I. Teil, 1837 II. Teil.*
*— Die Metamorphose des Eies der Batrachier vor der Erscheinung des Embryo und Folgerungen aus ihr für die Theorie der Erzeugung. Arch. Anat. u. Phys. **1834**.*
*— Reden. I. Teil. Joh. Swammerdam's Leben und Verdienste um die Wissenschaft. Petersburg **1864**.*
— Ueber Entwickelungsgeschichte der Tiere. II. Teil. Herausgegeben von **Stieda**-*Königsberg. **1888**.*

Balfour, F. M. *A Monograph on the development of elasmobranch fishes. London* ***1878.***

van Beneden, Ed. *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Arch. biol. T. IV.* ***1883.***

Bischoff. *Entwickelungsgeschichte des Kanincheneies. Braunschweig* ***1842.***

— *Entwickelungsgeschichte des Hundeeies. Braunschweig* ***1845.***

Blumenbach. *Ueber den Bildungstrieb. 2. Aufl. Göttingen* ***1791.***

Bonnet. *Considérations sur les corps organisés. Genève* ***1762.***

— *Betrachtungen über die organisierten Körper. Uebersetzt von Goeze.* ***1775.***

Braun, A. *Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen erläutert durch die Stellung dieser Familie im Stufengang des Gewächsreiches. Monats-Ber. Akad. Wiss. Berlin aus dem Jahre 1875. S. 241—267. Berlin* ***1876.***

Buffon. *Histoire naturelle, générale et particulière. T. II. Paris* ***1749.***

Coste. *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés.* ***1847—1859.***

Dalenpatius. *Extrait d'une lettre de M. Dalenpatius à l'auteur de ces nouvelles, contenant une découverte curieuse, faite par le moyen du microscope. Nouvelles de la république des lettres par Jaques Bernard. Amsterdam* ***1699.*** *p. 552.*

Fabricius ab Aquapendente. *De formato foetu. De formatione foetus. Opera omnia Lipsiae* ***1687.***

Gegenbaur, C. *Ueber den Bau und die Entwickelung der Wirbeltiereier mit partieller Dotterteilung. Arch. Anat. u. Phys.* ***1861.***

— *Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl.* ***1870.***

Haeckel, E. *Generelle Morphologie der Organismen.* ***1866.***

— *Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreiches und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. VIII.* ***1874.***

— *Die Gastrula und die Eifurchung der Tiere. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. IX.* ***1875.***

— *Ziele und Wege der heutigen Entwickelungsgeschichte. Jena* ***1875*.***

— *Anthropogenie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen. 4. Aufl.* ***1891.***

Haller. *Sur la formation du coeur dans le poulet. Lausanne* ***1758.***

— *Anfangsgründe der Physiologie des menschlichen Körpers. Uebersetzt von Halle. Bd. VIII.* ***1775.***

Hartsoeker, N. *Essay de dioptrique. p. 227, 230. Paris* ***1694.***

Harvey, G. *Exercitationes de generatione animalium. Editio novissima Lugdani Batavorum* ***1737.*** *Erste Ausgabe London* ***1651.***

Hertwig, Oscar. *Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morphol. Jahrb. Bd. I.* ***1875.***

— *u.* ***Richard.*** *Studien zur Blättertheorie.* ***1879—1881.***

— — *Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena* ***1881.***

— *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. XVIII.* ***1884.***

— *Die Zelle und die Gewebe. II. Buch.* ***1898.***

His, W. *Die Häute und Höhlen des Körpers. Basel* ***1865.***

— *Die Theorieen der geschlechtlichen Zeugung. Arch. Anthrop. Bd. IV u. V.* ***1870*** *u.* ***1872.***

— *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung.* ***1874.***

Huschke. *Ueber die erste Entwickelung des Auges und die damit zusammenhängende Cyklopie. Arch. Anat. u. Phys.* ***1832.***

Kirchhoff. *Caspar Friedrich Wolff, sein Leben und seine Bedeutung für die Lehre von der organischen Entwickelung. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. IV.* ***1868.***

von Koelliker, A. *Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Tiere. Berlin* ***1841.***

— *Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden.* ***1844.***

— *Entwickelungsgeschichte des Menschen. 2. Aufl.* ***1879.***

Koelreuter. *Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen.* ***1761—1766.***

Lamarck. *Philosophie zoologique.* ***1809.*** *Deutsche Uebersetzung von A. Lang. Jena* ***1876.***

Lankester, Ray. *On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals, and on the origin of vascular and lymph-systems. Ann. and Mag. nat. hist.* ***1873.*** *p. 321.*

— *Notes on the embryology and classification of the animal kingdom: comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ layers. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XVII. No. 5.* ***1877.***

Leeuwenhoek. *Philosophical Transactions.* ***1677.***
Loeb. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. Heft 1 u. 2.* ***1891, 1892.***
Lotze. *Allgemeine Physiologie des körperlichen Lebens.* ***1851.***
Malebranche. *De la recherche de la vérité. 4. édit. Amsterdam* ***1688.***
Malpighius, M. *Opera omnia.* ***1687.***
Meckel, F. *Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der höheren Tiere und dem permanenten der niederen stattfindenden Parallele. Beitr. zur vergleichenden Anatomie. Bd. II. Leipzig* ***1811.***
— *System der vergleichenden Anatomie. Bd. I. Halle* ***1821.***
Müller, Joh. *Bildungsgeschichte der Genitalien aus anatomischen Untersuchungen an Embryonen des Menschen und der Tiere.* ***1830.***
— *De glandularum secern. structura penitiori earumque prima formatione etc. Lipsiae* ***1830*.***
Needham, G. *Disquisitio anatomica de formato foetu. London* ***1667.***
Oken. *Die Zeugung. Bamberg* ***1805.***
— *Beiträge zur vergleichenden Zoologie.* ***1806.***
Pander. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Ei. Doktordissertation* ***1817.***
— **Ch.** *Diss. inaug. sistens historiam metamorphoseos, quam ovum incubatum prioribus quinque diebus subit. Vircebergi* ***1817.***
— *Entwickelungsgeschichte des Küchels. Isis.* ***1818.***
Prévost u. Dumas. *Développement de l'oeuf des batraciens. Ann. des sc. nat. I. Sér. T. II.* ***1824.***
Purkinje. *Symbolae ad ovi avium historiam.* ***1825.***
Rathke. *Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbeltiere.* ***1832.***
Réaumur. *Sur les diverses reproductions qui se font dans les écrevisses, les omars etc. et entre autres sur celles de leurs jambes etc. Mém. de l'Acad. Royale des sciences. 1712. Paris* ***1714.***
— *Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des insectes.* ***1734—1742.***
Redi, Fr. *Esperience intorno allo generazione delli insetti.* ***1668.*** *Latein. Ausgabe* ***1671.*** *Experimenta circa generationem insectorum etc.*
Regnerus de Graaf. *De mulierum organis. Opera omnia. Leiden* ***1677.***
Reichert. *Ueber die Visceralbogen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphose bei den Säugetieren und Vögeln. Berlin* ***1837.***
Remak. *Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere.* ***1850—1855.***
Roesel von Rosenhof. *Historia naturalis ranarum nostratium etc. . . . . Deutsch: Die natürliche Historie der Frösche hiesigen Landes. Nürnberg* ***1758.***
Rusconi. *Ueber künstliche Befruchtung von Fischen und über einige neue Versuche in Betreff künstlicher Befruchtung an Fröschen. Arch. Anat. u. Phys.* ***1840.***
v. Sachs, Julius. *Geschichte der Botanik.* ***1875.***
Schwann, Th. *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin* ***1839.***
Spallanzani. *Versuche über die Erzeugung der Tiere und Pflanzen, nebst des Herrn Johann Senebier's Entwurf einer Geschichte der organisierten Körper vor ihrer Befruchtung. Uebersetzt von Michaelis.* ***1786.***
Spencer, Herbert. *Prinzipien der Biologie.* ***1876.***
Schmidt, Oscar. *Die Entwickelung der vergleichenden Anatomie. Ein Beitrag zur Geschichte der Wissenschaften. Jena* ***1855.***
Spigelius, A. *Opera quae extant omnia. De formato foetu. Amsterdami* ***1645.***
Strasburger, E. *Ueber die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung lebender Wesen. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. VIII.* ***1874.***
— *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena* ***1884.***
Swammerdam. *Biblia naturae, sive historia insectorum in certas classes reducta. Leid.* ***1737—38.***
— *Bibel der Natur.* ***1752.*** *Nebst Swammerdam's Leben von Boerhaave.*
Tiedemann. *Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Foetus des Menschen.* ***1816.***
Trembley. *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de Polypes d'eau douce. Leiden* ***1744.***
Vallisnerius, Antonius. *Historie von der Erzeugung der Menschen und Tiere nebst einer Untersuchung: ob solche durch die Samenwürmer oder durch die Eier geschehe. Uebersetzt von Berger.* ***1739.***
Waldeyer. *Gedächtnisrede auf v. Baer. Tagebl. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte zu München.* ***1877.***

Weismann. *Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung.* **1892.**
Wolff, C. Fr. *Theoria generationis.* **1759.** *In das Deutsche übersetzt von* **Samassa.** *Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften. No. 84.* **1896.**
— *Theorie von der Generation.* **1764.**
— *De formatione intestinorum. Nova Commentar. Acad. sc. Petropolit. Petrop. T. XII u. XIII.* **1768.**
— *Von der eigentümlichen und wesentlichen Kraft der vegetabilischen sowohl als auch der animalischen Substanz. Petersburg* **1789.**
— *Ueber die Bildung des Darmkanals im bebrüteten Hühnchen. Uebersetzt von* **Fr. Meckel. 1812.**

A. L. II. Lehrbücher und Tafelwerke.

Balfour, F. M. *Comparative embryology. London* **1880—81.**
— *Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Dr. C. Vetter. 2 Bände. Jena* **1881.**
Bergh, R. S. *Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden* **1895.**
Bischoff, Th. *Entwickelungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen. Leipzig* **1842.** *Aus Sömmering's „Vom Bau des menschlichen Körpers".*
— *Entwickelungsgeschichte. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. I.*
Bonnet. *Grundriss der Entwickelungsgeschichte der Haussäugetiere.* **1891.**
Chievitz, J. H. *Fosterets Udvikling fremstillet for Medicinske Studerende. Kjöbenhavn* **1891.**
Coste. *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés.* **1847—1859.**
Davenport, Ch. B. *Experimental morphology. Part I u. II. New York, Macmillan and Co.* **1899.**
Dean, Bashford. *Fishes living and fossil. Au outline of their forms and probable relationships. Columbia Univers. biolog. Series* **1895.**
Debierre, Ch. *Manuel d'embryologie humaine et comparée. Paris* **1886.** *2. édit.* **1889.**
Duval, M. *Atlas d'embryologie. Paris* **1888.**
Ecker, A. *Icones physiologicae.* **1851—1859.**
Erdl. *Die Entwickelung des Menschen und Hühnchens im Eie. Leipzig* **1845.**
Forster, M. *und* **Balfour, F. M.** *The elements of embryology. Part I (Hühnchen). London* **1874.** *2. edit. by Adam Sedgwick and Walter Heape 1883. 5. Aufl. London* **1896.** *Deutsche Uebersetzung durch Kleinenberg. Leipzig 1876.*
Gilis, P. *Précis d'embryologie adopté aux sciences médicales. Préface par Matthias Duval. Paris* **1891.**
Haacke, Wilhelm. *Grundriss der Entwickelungsmechanik. Leipzig* **1897.**
Haddon, A. C. *An introduction to the study of embryology. Philadelphia u. London* **1887.**
Haeckel, E. *Anthropogenie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen. Leipzig* **1874.**
His, W. *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig* **1874.**
Hertwig, Oscar. *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere.* **1886.** *6. Aufl.* **1898.**
— *Traité d'embryologie etc. Traduit par Charles Julin.* **1891.** *Éd. II* **1899.**
— *Textbook of embryology of man and mammals. Translated by* **E. L. Mark.** *London* **1892.**
— *Manuale di embriologia dell' uomo e dei vertebrati. Traduz. da* **A. Cioja.** *Milano* **1894.**
— *Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. II. Buch. Jena* **1898.**
Hoffmann, C. K. *Grondtrekken der vergelijkende Ontwikkelingsgeschiedenis van de gewervelde Dieren. Leiden* **1884.**
Keibel, F. *Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. In Verbindung mit Kästner, Kopsch, Mehnert, Minot, Nicolas, Beighard, Schaper, Semon, Sobotta, Whitman. Heft I.* **Keibel.** *Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte des Schweins. Jena* **1897.** *Heft II.* **Keibel** *u.* **Abraham.** *Normentafeln zur Entwickelungsgeschichte des Huhnes. Jena* **1900.**
von Koelliker, A. *Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Akademische Vorträge. Leipzig* **1861.** *2. ganz umgearbeitete Aufl. Leipzig* **1879.**
— *Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig* **1884.**

Kollmann, *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Jena* **1898.**
Korschelt und Heider, K. *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena* **1890—1893.**
Marshall, A. Milnes. *Vertebrate embryology. London* **1892.**
Martin, Paul. *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Stuttgart* **1901.**
Mihalkovics, Geza. *Fejlödéstan. I. Budapest* **1899.**
Minot, Charles Sedg. *Human embryology. New York, William Wood and Co.* **1892.**
— *A bibliography of vertebrate embryology. Memoirs of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. IV.* **1893.**
— *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Deutsche Uebersetzung von* **Kästner.** *Leipzig* **1894.**
Morgan, Th. H. *The development of the frog's egg. An introduction to experimental embryology. New York Macmillan Co.* **1897.**
Müller, J. *Handwörterbuch der Physiologie. Bd. II. Buch VII u. VIII.* **1840.**
Prenant. *Éléments d'embryologie de l'homme et des vertébrés. Paris* **1891—1896.**
Preyer, W. *Specielle Physiologie des Embryo.* **1883, 1884.**
Rathke, H. *Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Leipzig* **1861.**
Romiti, G. *Lezioni di embriogenia umana e comparata dei vertebrati. Siena* **1881, 1882, 1888.**
Roule, L. *L'embryologie générale. Paris* **1892.**
Schäfer, E. A. *Embryology. Quain's Elements of anatomy. 10. edit. Vol. I.* **1890.**
Schenk. *Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbeltiere. Wien* **1874.**
— *Lehrbuch der Embryologie des Menschen und der Wirbeltiere. Wien* **1896.**
Schultze, Oscar. *Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig* **1897.**
Tourneux, F. *Atlas d'embryologie. Développement des organes génito-urinaires chez l'homme. Vol. I.* **1894.**
— *Précis d'embryologie humaine. Paris* **1898.**
Valenti, *Lezioni elementari di embriologia. Torino* **1893.**
Valentin, G. *Handbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen mit vergleichender Rücksicht der Entwickelung der Säugetiere und Vögel. Berlin* **1835.**
Velpeau, A. A. L. M. *Die Embryologie und Ovologie des Menschen etc. Aus dem Französischen übersetzt von C. Schwabe. Ilmenau* **1834.**
Vrolik, W. *Tabulae ad illustrandam embryogenesin hominis et mammalium, tam naturalem quam abnormem. Amstelodami* **1849.** *Lipsiae* **1854.**
Wagner, R. *Icones physiologicae. Atlas.* **1852.**

A. L. III. Entwickelungsgeschichtliche Schriften,

welche über den Gesamtverlauf der Entwickelung eines Tieres oder über die Entwickelung vieler Organe handeln. Die Litteratur ist nach den einzelnen Wirbeltierklassen geordnet. Sie findet eine Vervollständigung in den Litteraturübersichten der einzelnen Kapitel, auf welche hiermit besonders hingewiesen wird.

1) *Amphioxus.*

Hatschek, B. *Studien über Entwickelung des Amphioxus lanc. Arbeiten aus d. zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. IV.* **1881.**
Kowalevsky, A. *Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanc. Mem. de l'Acad. Imp. de St. Pétersbourg. Sér. 7. T. XI.* **1867.**
— *Weitere Studien über die Entwickelungsgeschichte des Amphioxus lanc. etc. Arch. mikr. Anat. Bd. XIII.* **1877.**
Willey, A. *The later larval development of Amphioxus. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXII.* **1891.**
— *Development of the atrial chamber of Amphioxus. Proc. Roy. Soc. London. Vol. LVIII.* **1891.**

2) *Cyclostomen.*

Bashford, Dean. *On the development on the Californian Hagfish (Bdellostoma stouti). Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XL. p. 269.* **1897.**
— *On the plan of development of a Myxinoid. Science. N. S. Vol. V. p. 435.* **1897;** *Vol. IX.* **1899.**
— *On the embryology of Bdellostoma stouti. Festschrift zum 70. Geburtstage von C. v. Kupffer.* **1899.**
Doflein, Franz. *Zur Entwickelungsgeschichte von Bdellostoma stouti. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Jhrvers. zu Hamburg* **1899.**

Goette, A. *Ueber die Entwickelung von Petromyzon fluv. Zool. Anz.* ***1888.***
— *Entwickelungsgeschichte des Flussneunauges (Petrom. fluv.). Abhandl. zur Entwickelungsgesch. d. Tiere. Heft 5.* ***1890.***
v. Kupffer, C. *Ueber die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Sitz.-Ber. math.-physik. Kl. Akad. Wiss. München* ***1888.***
— *Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXV.* ***1890.***
Müller, A. *Ueber die Entwickelung der Neunaugen. Ein vorläufiger Bericht. Arch. Anat. u. Phys.* ***1856.***
Nestler, K. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 46.* ***1890.***
Nuel, J. P. *Quelques phases du développement du Petromyzon Planeri. Arch. Biol. T. II.* ***1881.***
Owsjannikow. *Zur Entwickelung des Petromyzon fluviatilis. Bull. Acad. des scien. de St. Pétersbourg. T. XIV.* ***1870.***
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Flussneunauges. Bull. Acad. des scien. de St. Pétersbourg. T. XXXIII. N. S. T. I.* ***1889.***
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Flussneunauges. Vorl. Mitt. Mélanges biol. tirés du Bull. de l'Acad. des scien. de St. Pétersbourg. T. XIII.* ***1889*.***
Price. *Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellostoma stouti). Sitz.-Ber. math.-physik. Kl. Akad. Wiss. München. Bd. XXVI. S. 69.* ***1896.***
— *Some points in the development of a Myxinoid. Verh. Anat. Ges. S. 81.* ***1896.***
Schneider, A. *Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Petromyzon und Ammocoetes in: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin* ***1879.***
Schultze, M. *Entwickelungsgeschichte des Petromyzon Planeri. Verhandl. d. Gesellsch. d. Wissensch. zu Harlem.* ***1856.***
— *Froriep's Notizen. Bd. II.* ***1858.***
Scott, W. B. *Vorläufige Mitteilung über die Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten. Zool. Anz. No. 63, 64.* ***1880.***
— *Preliminary account of the development of the Lampreys. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXI.* ***1881.***
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten. Morphol. Jahrb. Bd. VII.* ***1882.***
— *The embryology of Petromyzon. Journ. of Morphol. Vol. I.* ***1887.***
Shipley, A. E. *On some points in the development of Petromyzon fluv. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXVII.* ***1887.***

3) Selachier.

Balfour. *A preliminary account of the development of the elasmobranch fishes. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XIV.* ***1874.***
— *The development of elasmobranch fishes. Journ. Anat. and Phys. Lond. Vol. X.* ***1876.*** *Vol. XI.* ***1877.***
— *A monograph on the development of elasmobranch fishes. London* ***1878.***
Bugnion, E. *Développement des Selaciens. Bull. de la Soc. Vaudoise d. scien. nat. T. IV.* ***1895.***
Dohrn, A. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Eine größere Zahl von Abhandlungen in: Mitt. zool. Stat. Neapel* ***1883—1901.***
His, W. *Sonderung und Charakteristik der Entwickelungsstufen junger Selachierembryonen. Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt.* ***1894.***
Hoffmann, C. K. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachii. Morphol. Jahrb. Bd. XXIV u. XXV.* ***1896*** *u.* ***1898.***
Kastschenko, N. *Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz. Bd. III.* ***1888.***
Kowalevsky, A. *Zur Entwickelungsgeschichte der Haifische. Nach den Untersuchungen an Mustelus laevis und Acanthias vulg. (Russisch.)*
v. Leydig, F. *Beiträge zur mikrosk. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig* ***1852.***
Perényi, J. *Beiträge zur Embryologie von Torpedo marmorata. Vorl. Mitt. Zool. Anz. 9. Jahrg.* ***1886.***
Rathke, H. *Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Entwickelung der Haifische und Rochen. Neueste Schriften der Naturf. Ges. in Danzig. Bd. II. Heft 2. Halle* ***1827.***

4) Teleostier.

Agassiz, Alex. *Sur le développement des Pleuronectes. Journ. de zool. T. VI.* ***1877.*** *On the young stages of some osseous fishes. Proc. of the Amer. Acad. of Arts and Scien. Vol. XIII, XIV. XVII.* ***1877. 1878. 1882.***

Agassiz. *On the development of some pelagic fish-eggs. Proc. of the Amer. Acad. of Arts and Scien. Vol. XX.* ***1884.***

— **and Whitman.** *The development of osseous fishes. Mem. of the Mus. of compar. Zool. Vol. XIV.* ***1885.*** *Pt. 2.* ***1889.***

Aubert, H. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Fische. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. VII.* ***1856.***

v. Baer, C. E. *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Fische etc. Leipzig* ***1835.***

Bambeke. *Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Mém. couronn. de l'Acad. Roy. de Belgique. T. XL.* ***1876.***

Bataillon, E. *Nouvelles recherches sur les mécanismes de l'évolution: Les premières stades du développement chez les poissons et les amphibiens. Arch. zool. exp. et gén. Sér. III. T. V.* ***1897.***

van Beneden, Ed. *Contribution à l'histoire du développement embryonnaire des Téléostiens. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique. T. XLIV.* ***1877.***

— *A contribution to the history of the embryonic development of teleosteans. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XVIII.* ***1878.***

Brook, G. *Development of pelagic fish-eggs. Nature. Vol. XXX.*

Bütler, Ger. W. *Report on the spawning of the common sole (Solea vulg.) in the aquarium. Journ. Mar. Biol. Ass. London. Vol. IV.* ***1895.***

Clapp, Cornelia M. *Some points in the development of the toad-fish (Batrachus Tau). Journ. Morphol. Vol. V.* ***1891.***

Cunningham, J. T. *The eggs and larvae of Teleosteans. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. XXXIII.* ***1887.***

— *Studies of the reproduction and development of Teleostean fishes occurring in the neighbourhood of Plymouth. Journ. of Marine biol. Assoc. of the United Kingdom. Plymouth* ***1889.***

Eigenmann, C. H. *The development of Micrometrus aggregatus, one of the viviparous surfperches. Amer. Natural. Vol. XXIII.* ***1890.***

— *On the viviparous fishes of the pacific coast of North America. Bull. U. S. Fish Comm. Vol. XII.* ***1894.***

Facciola, L. *Sunto di alcune ricerche sull'organizzazione e lo sviluppo dei Leptocephali. Atti d. Soc. natur. d. Modena. Ser. 3. Vol. XIV. Modena* ***1897.***

Fullerton. *The development of Pleuronectes platessa. Edinburgh Fish Rep.* ***1891.***

Henneguy. *Recherches sur le développement des poissons osseux. Embryogenie de la truite. Journ. de l'anat. et phys. T. XXIV.* ***1888.***

Hoffmann, C. K. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam. Vol. XXI.* ***1881;*** *Vol. XXIII.* ***1882.***

— *Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIII.* ***1884.***

Holt, Ernest W. L. *Survey of fishing grounds west coast of England* ***1890—91.*** *On the eggs and larval and postlarval stages of Teleosteans. Scientif. Trans. of the R. Dubl. Soc. Ser. II. Vol. V.* ***1893.***

Kingsley, J. S. *Some observations on the embryology of the Teleosts. Mem. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. III.* ***1883.***

Kopsch, Fr. *Die Entwickelung der äusseren Form des Forellenembryo. Arch. mikr. Anat. Bd. LI.* ***1898.***

v. Kowalewski, Miecz. *Ueber die ersten Entwickelungsprozesse der Knochenfische. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLIII.* ***1886.***

v. Kupffer, C. *Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Arch. mikr. Anat. Bd. IV.* ***1868.***

— *Ueber Laichen und Entwickelung des Ostseeherings. Jahresber. der Kommission zur wissenschaftl. Untersuchung d. deutsch. Meere. Berlin* ***1878.***

Lereboullet, A. *Sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse. Mém. d. sav. étrang. 1853; Ann. des sc. nat. Sér. IV. T. I, II.* ***1854.***

— *Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la truite, du lézard et du limnée. Ann. des sc. nat. Sér. IV. Zool. T. XIX. XX.* ***1863.***

List, J. H. *Zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische (Labriden). Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLV* ***1887.***

Mc Intosh, W. C. *Further observations on the life-histories and development of the food and other fishes. 9. Ann. Rep. Fish. Board Scotland.* ***1892.***

— *Contributions to the life-histories and development of the food and other fishes. 10. Ann. Rep. Fish. Board. Scotland.* ***1892.***

Oellacher. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXII.* ***1872;*** *Bd. XXIII.* ***1873.***

Olt, Adam. *Lebensweise und Entwickelung des Bitterlings. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LV.* ***1893.***

Prince, E. E. *Early stages in the development of the food fishes. Ann. and Mag. Nat. Hist. Vol. 18.* ***1886.***
— *On the development of Lophius piscatorius. Edinburgh Fish Rep.* ***1891.***
Raffaele, Fed. *Le uova gallegianti e le larve dei Teleostei nel golfo di Napoli. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. VIII.* ***1888.***
Ransom. *Observations on the ovum of osseous fishes. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CLVII.* ***1867.***
Rusconi. *Sur les changements que les œufs des poissons éprouvent avant qu'ils aient pris la forme d'embryon. Ann. des sc. nat. Zool. Sér. II. T. V.* ***1836.***
Ryder, J. A. *Development of the Silver Gar (Belone longirostris) with observations on the genesis of the blood in embryo fishes and a comparison of fish ova with those of other Vertebrates. Bull. U. S. Fish Comm.* ***1881.***
— *Development of the spanish Mackerel. Bull. of the U. S. Fish Comm.* ***1881*.***
— *A contribution to the development and morphology of the Lophobranchiates (Hippocampus). Bull. U. S. Fish Comm.* ***1881†.***
— *A contribution to the embryography of osseous fishes, with special reference to the development of the cod (Gadus morrhua). Ann. Rep. U. S. Fish Comm.* ***1884.***
— *On the development of viviparous osseous fishes. Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. VIII.* ***1885.***
— *The development of the toad-fish. Amer. Natur. Vol. XX.* ***1886.***
— *Development of the sea-bass (Serranus atrarius). Amer. Natur. Vol. XXII.* ***1888.***
Sobotta, J. *Ueber Mesoderm-, Herz-, Gefäfs- und Blutbildung bei Salmoniden. Verh. D. Anat. Ges. 8. Vers.* ***1894.***
Swaen, E., et Brachet, A. *Etudes sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons téléostéens. Arch. Biol. T. XVI. Vorl. Mitt. C. R. Ass. Anat.* ***1899.***
Vogt, C. *Embryologie des Salmones. Hist. nat. des poissons d'eau douce d'Europe centrale. Neuchâtel* ***1842.***
Weil. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung der Knochenfische. Sitz.-Ber. Kl. Akad. Wiss. zu Wien. III. Abt.* ***1872.***
Wenkebach, K. F. *De embryonale Ontwikkeling van de Ansjovis (Engraulis). Verh. d. Kg. Akad. d. Wetensch. Natuurk. Deel 26. Amsterdam* ***1886.***
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVIII.* ***1886*.***
Wilson, Henry. *The embryology of the sea bass (Serranus atrarius). Bull. U. S. Fish Comm. Vol. IX. Washington* ***1891.***

5) *Ganoiden.*

Agassiz, Alex. *The development of Lepidosteus. Proc. Amer. Acad. of Arts and Sc. Vol. XIII.* ***1878.***
Balfour and **Parker.** *On the structure and development of Lepidosteus. Philos. Trans. R. Soc. Lond.* ***1882.***
Beard, J. *On the early development of Lepidosteus osseous. Proc. R. Soc. Lond. Vol. XLVI.* ***1889.***
Dean, Bashford. *The early development of garpike and sturgeon. Journ. Morph. Bost. Vol. XI.* ***1895.***
— *The early development of Amia. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXXVIII.* ***1896.***
— *On the early development of ganoids. Congrès internation. zool.* ***1896*.***
— *On the larval development of Amia calva. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. IX.* ***1896†.***
Kowalevsky, *Owsjannikow und Wagner. Die Entwickelungsgeschichte der Störe. Bull. Acad. St. Pétersbourg. Vol. XIV.* ***1870.***
v. Kupffer, C. *Mitteilungen über die Entwickelung des Störs. Sitz.-Ber. math.-physik. Kl. Kl. Akad. Wiss. München.* ***1892.***
Mark, E. L. *Studies on Lepidosteus. Bull. Mus. compar. zool. Harvard College. Vol. XIX.* ***1890.***
Ryder. *On the development of the common sturgeon (Acipenser stur.). Amer. Nat. Vol. XXII.* ***1888.***
Salensky, W. *Zur Embryologie der Ganoiden. Zool. Anz. Bd. I.* ***1878.***
— *Development of the sterlet (Acipenser ruth.). Proc. Soc. Imp. Univ. Kasan. Vol. VII.* ***1880.***
— *Recherches sur le développement du sterlet (Acipenser ruth.). Arch. biol. T. II.* ***1881.***
Sobotta, J. *Die Gastrulation von Amia calva. Verh. Anat. Ges.* ***1896.***
Ziegler, H. E. *Die neueren Forschungen in der Embryologie der Ganoiden. Zool. Centralbl. Jahrg. VII.* ***1900.***

6) Dipneusten.

Kerr, Graham. *The external features in the development of Lepidosiren paradoxa. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. CXCII.* ***1900.*** *p. 299—330.*

— *The external features in the development of Lepidosiren paradoxa. Zool. Anz. Bd. XXII.* ***1899.***

— *Development of Lepidosiren. Abst. Natural Science. Vol. XIV.* ***1899*.***

Semon, Richard. *Die äussere Entwickelung des Ceratodus Forsteri. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel.* ***1893.***

— *Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei Ceratodus Forsteri. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel.* ***1901.***

— *Die ektodermale Mediannaht des Ceratodus. Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. XI.* ***1901*.***

7) Amphibien.

Adler, Wilhelm. *Die Entwickelung der äufseren Körperform und des Mesoderms bei Bufo vulg. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVIII.* ***1901.***

van Bambeke. *Recherches sur le développement du Pélobate brun. Mém. cour. Belg. Acad. Vol. XXXIV.* ***1868.***

— *Nouvelles recherches sur l'embryologie des batraciens. I. Enveloppes ovulaires et transformations embryonnaires externes des urodèles. Arch. biol. Tom. I.* ***1880.***

Brauer, A. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jbr. Bd. X.* ***1897*** *u. Bd. XII.* ***1899.***

Budgett, J. S. *Notes on the Batrachians of the Paraguayan Chaco with observations upon their breading habits and development, especially with regard to Phyllomedusa hypochondrialis. Quart. Journ. Micr. Science. N. S. Vol. XLII.* ***1899.***

Clarke, S. F. *Development of Amblystoma punctatum. Studies from the Biological Labor. of the Johns Hopkins University.* ***1880.***

Gasser. *Zur Entwickelung von Alytes obstetricans. Sitz.-Ber. Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg.* ***1882.***

Goette, A. *Untersuchungen über die Entwickelung des Bombinator igneus. Arch. mikr. Anat. Bd. V.* ***1869.***

— *Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere.* ***1875.***

Houssay, F. *Études d'embryologie sur les vertébrés; développement et morphologie du parablast et de l'appareil circulaire. Arch. zool. exp. et gén. Sér. III. T. I.* ***1893.***

Jordan, Edwin O. *The habits and development of the newt (Diemyctylus). Journ. Morph. Boston. Vol. VIII.* ***1893.***

Morgan. *Some notes on the breeding habits and embryology of frogs. Amer. Nat. Vol. XXV.* ***1891.***

Orr, H. *Notes on the development of amphibians, chiefly concerning the central nervous system; with additional observations on the hypophysis, mouth, and the appendages and skeleton of the head. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXIX.* ***1888.***

Rusconi. *Développement de la grenouille commune, depuis le moment de sa naissance jusqu'à son état parfait. Milan* ***1826.***

— *Histoire de la grenouille verte. Arch. Anat. u. Phys.* ***1836.***

— *Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre. Paris* ***1854.***

Ryder, J. A. *Notes on the development of Engystoma. Amer. Natur. Vol. XXV* ***1891.***

Sarasin, P. u. F. *Zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Ergebnisse naturwiss. Forsch. auf Ceylon. Wiesbaden 1887—1893.*

— — *Ueber die Entwickelungsgeschichte von Epicrium glutinosum. Arb. Zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. VII.* ***1885.***

Schultze, Oscar. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Batrachier. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIII.* ***1884.***

Stricker. *Entwickelungsgeschichte von Bufo cinereus bis zum Erscheinen der äusseren Kiemen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. math.-nat. Kl. Wien. Bd. XXXIX.* ***1860.***

— *Untersuchungen über die ersten Anlagen in Batrachiereiern. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XI.* ***1861.***

Vogt, Carl. *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans). Solothurn* ***1842.***

Wiedersheim, R. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Proteus anguineus. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXV.* ***1890.***

Wyman, J. *Observations on the development of the Surinam toad (Pipa americana). Amer. Journ. Sc. Vol. XVII.* **1854.**

Ziegler, Fr., *Zur Kenntnis der Oberflächenbilder der Rana-Embryonen. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.**

8) Reptilien.

v. Baer, C. E. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Schildkröten. Arch. Anat. u. Phys.* **1834.**

Clark, H. J. *Embryology of the turtle in Agassiz. Contributions in the natural history of the U. S. Vol. II. Part 3.* **1857.**

Clarke, S. F. *The habits and embryology of the American alligator. Journ. Morph. Bost. Vol. V.* **1891.**

Dendy, A. *Summary of the principal results obtained in a study of the development of the Tuatara (Sphenodon punctatus). Proc. R. Soc. Lond. Vol. LXIII.* **1898.**

— *Outlines of the development of the tuatara, Sphenodon (Hatteria) punctatus. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XLII. p. 1—87.* **1899.**

Emmert u. Hochstetter. *Untersuchung über die Entwickelung der Eidechsen in ihren Eiern. Arch. f. d. Phys. Bd. X. Halle* **1811.**

Giacomini, Ercole. *Matériaux pour l'étude du développement du Seps chalcides. Arch. ital. Biol. T. XVI.* **1891.**

— *Ueber die Entwickelung von Seps chalcides. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891*.**

— *Sullo sviluppo del Seps chalcides. Atti R. Accad. fisiocritici. Siena* **1892.**

Hoffmann, C. K. *Contribution à l'histoire du développement des reptiles. Arch. Néerland. T. XVII.* **1882.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XL.* **1884.**

— *Weitere Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XI.* **1886.**

— *Reptilien. Entwickelungsgesch. Teil. 1890. Bronn's Klassen u. Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. Abt. 3. S. 1872.* **1890.**

Lereboullet, A. *Recherches d'embryologie comparée sur le développement de la truite, du lézard et du limnée. Ann. des sc. nat. Sér. IV. T. XIX. Paris* **1863.**

Orr, H. *Contribution to the embryology of the lizard. Journ. Morph. Bost. Vol. I.* **1887.**

Ostroumoff, A. *Zur Entwickelungsgeschichte der Eidechsen. Zool. Anz.* **1888.**

Parker, W. H. *Report on the development of the green turtle (Chelone viridis). Challenger Rep. Zool. Vol. I.* **1880.**

Rathke, H. *Entwickelungsgeschichte der Natter (Coluber natrix).* **1839.**

— *Die Entwickelungsgeschichte der Schildkröten.* **1848.**

— *Untersuchungen über den Körperbau und die Entwickelung der Krokodile.* **1866.**

Schauinsland, H. *Zur Entwickelung von Hatteria. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.* **1898.**

— *Beiträge zur Biologie und Entwickelung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwickelung der Sauropsiden. Anat. Anz. Bd. XV.* **1899.**

Strahl, H. *Beiträge zur Entwickelung von Lacerta agilis. Arch. Anat. Phys.* **1882.**

— *Beiträge zur Entwickelung der Reptilien. Arch. Anat. u. Phys. A.* **1882*.**

— *Ueber Entwickelungsvorgänge am Vorderende des Embryo von Lacerta agilis. Arch. Anat. u. Phys. A.* **1884.**

— *Ueber Wachstumsvorgänge an Embryonen von Lacerta agilis. Abh. Senckenberg. naturf. Ges.* **1884*.**

Thilenius, G. *Vorläufiger Bericht über die Eiablage und erste Entwickelung der Hatteria p. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.* **1899.** *S. 247—256.*

Thomas, A. P. W. *Preliminary note on the development of the Tuatara (Hatteria). Proc. R. Soc. Lond. Vol. XLVIII.* **1891.**

Todaro. *Sopra lo sviluppo della seps chalcides. Monit. zool. ital. Anno 4.*

Voeltzkow, M. *Ueber Biologie und Embryonalentwickelung der Krokodile. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.* **1893.**

— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwickelung der äusseren Körperform von Crocodilus madagascariensis. Abh. Senckenb. naturf. Ges. Bd. XXVI. Frankfurt a. M.* **1899.**

9) Vögel.

Barry, M. *Recearches in embryology. Phil. Trans. London* **1838.**

Braun, M. *Aus der Entwickelungsgeschichte der Papageien. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. XIV.* **1880;** *Bd. XV.* **1881.**

Braun, M. *Die Entwickelung des Wellenpapageies (Melopsittacus undul.). Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. V.* ***1882.***
v. Baer, C. E. *Ueber Entwickelungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg* ***1828*** *u.* ***1837.***
— *Ueber Entwickelungsgeschichte der Tiere. 2. Teil. Herausgegeben von Stieda. Königsberg* ***1888.***
Erdl. *Entwickelung der Leibesform des Hühnchens. Leipzig* ***1845.***
Gruwa. *Studien über letzte Entwickelungsvorgänge im bebrüteteten Vogelei. Diss. Greifswald.* ***1878.***
Home, E. *On the changes the egg undergoes during incubation. Phil. Trans.* ***1823.***
Haswell. *Observations on the early stages in the development of the emu (Dromaeus novae-hollandiae). Proc. Linn. Soc. New South Wales.* ***1887.***
His, W. *Ueber die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Arch. mikr. Anat. Bd. II.* ***1866.***
— *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig* ***1868.***
Kupffer, C., und Benecke, B. *Photogramme zur Ontogenie der Vögel. Nova Acta Leop. Carol. Deutsch. Akad. der Naturf. Bd. XLI. Halle* ***1879.***
Mitrophanow. *Note sur le développement primitif de l'autruche. Bibliogr. anat. Paris. 5. Année.* ***1897.***
Moleschott, J. *Zur Embryologie des Hühnchens. Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen. Bd. X. Gießen* ***1866.***
— *Studii embriologici sul pulcino. Torino* ***1868.***
Nassonow. *Sur l'embryologie de l'autruche (Struthio camelus). Bibliogr. Anat. Paris. 3. Année.* ***1895.***
— *Zur Entwickelungsgeschichte des afrikanischen Straußes. Struthio camelus. Russisch. Arbeit. zool. Kabinett Warschau.* ***1894/95.***
Pander. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Eie. Würzburg* ***1817.***
Parker, T. J. *Observations on the anatomy and development of Apteryx. Philos. Journ. R. Soc. Lond. Section B. Vol. CLXXXII.* ***1891.***
— *Observations on the anatomy and development of Apteryx. Phil. Trans.* ***1891*.***
— *Additional observations on the development of Apteryx. Phil. Trans.* ***1891†.***
Prévost et **Dumas.** *Mém. sur le développement du poulet dans l'oeuf. Ann. sc. nat.* ***1826.***
Reichert. *Das Entwickelungsleben im Wirbeltierreich. Berlin* ***1840.***
Remak, R. *Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Berlin* ***1855.***
Studer, Th. *Embryonalformen einiger antarktischer Vögel. Mitt. Naturf. Ges. Bern.* ***1886.***
— *Embryonalentwickelung der Vögel. Forschungsreise S. M. S. Gazelle 1874/76. Teil III. Berlin* ***1889.***
Towne, J. *Beobachtungen über das bebrütete Ei. Schmidt's Jahrb.* ***1842.***
Zehnter, L. *Beiträge zur Entwickelung von Cypselus melba, nebst biologischen und osteologischen Details. Arch. f. Naturgesch.* ***1890.***

10) Säugetiere.

Allen, Harr. *On the embryos of bats. Contrib. Z. Lab. Univ. Pennsylvania. Vol. I.*
Bambeke. *Onderzoekingen over de ontwikkelingsgeschiedenis von den egel (Erinaceus europaeus). Bull. Acad. de méd. de Belgique. Sér. III. T. XIV.* ***1887.***
Barry. *Recherches on embryology. Philos. Transact.* ***1838—1840.***
Bischoff. *Entwickelungsgeschichte des Kanincheneies. Braunschweig* ***1842.***
— *Die Entwickelungsgeschichte des Hundeeies. Braunschweig* ***1845.***
— *Entwickelungsgeschichte des Meerschweinchens. Giessen* ***1852.***
— *Entwickelungsgeschichte des Reheies. Giessen* ***1854.***
— *Ueber die Ranzzeit des Fuchses und die erste Entwickelung seines Eies. Sitz.-Ber. d. Kl. bayr. Akad. zu München.* ***1863.***
— *Neue Beobachtungen zur Entwickelungsgeschichte des Meerschweinchens. Abh. d. Kl. bayr. Akad. d. Wiss. II. Klasse. Bd. X. München* ***1866.***
— *Historisch-kritische Bemerkungen zu den neuesten Mitteilungen über die erste Entwickelung der Säugetiereier. München* ***1877.***
Bonnet, R. *Zur Embryologie der Wiederkäuer. Mitt. d. Morph. Ges. zu München* ***1883.***
— *Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1884*** *u.* ***1889.***
Broom, R. *Contribution to the development of the common Phalanger (Trichosurus vulpecula). Proc. Linn. Soc. Sydney. Vol. XXIII.* ***1899*** *u. Zool. Anz. Bd. XXII.* ***1899.***

Caldwell, W. H. *The embryology of Monotremata and Marsupialia. Proc. R. Soc. Lond. Vol. XLII.* **1887** *u. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Vol. CLXXVIII.* **1887.**

Camerano, L. *Recherches sur l'anatomie d'un foetus d'otarie (Otaria jubata). Arch. ital. biol. T. II.* **1882.**

Deniker, J. *Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes; foetus de gorille et de gibbon comparés aux foetus humains et aux anthropoïdes jeunes et adultes. Arch. zool. exp. Sér. II. T. III.* **1886.**

Duval, Mathias. *Etudes sur l'embryogénie des Cheiroptères. Journ. de l'anat. et phys. T. XXXI, XXXII, XXXIII.* **1895—1897.** *Separatabdruck. Paris* **1899.**

Edwards, A. Milne. *Observations sur quelques points de l'embryologie des lémuriens et sur les affinités zoologiques de ces animaux. Ann. des sc. nat. Sér. V. T. XV.* **1872.**

Fiserius, Ed. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Sciurus vulg. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. XXVI.* **1892.**

Fleischmann, A. *Zur Entwickelungsgeschichte der Raubtiere. Biol. Centralbl. Bd. VII.* **1887.**

— *Mittelblatt und Amnion der Katze. Habilitationsschrift. Erlangen* **1887*.**

— *Embryologische Untersuchungen. Einheimische Raubtiere. Heft 1.* **1889.**

— *Embryologische Untersuchungen. Heft 2. A. Die Stammesgeschichte der Nagetiere. B. Die Umkehr der Keimblätter. Wiesbaden* **1891.**

Guldberg, G., u. Nansen, F. *On the development and structure of the wale. On the development of the delphin. Bergens Museum. Bd. V.* **1894.**

Heape, Walter. *The development of the mole. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXIII.* **1883;** *Vol. XXVI, XXVII.* **1886. 1887.**

— *Preliminary note on the transplantation and growth of mammalian ova within a uterine foster mother. Proc. R. Soc. Lond. Vol. XLVIII.* **1890.**

Hensen, V. *Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. Anat. u. Entwickl. Bd. I.* **1876.**

Hubrecht. *Studies in mammalian embryology. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXX.* **1890.**

Keibel, Franz. *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines (Sus scrofa domestica). I. u. II. Morphol. Arb. Bd. III.* **1894;** *Bd. V.* **1896.**

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Rehes. Verh. Anat. Ges. in Tübingen.* **1899.**

Kober. *Studien über Talpa europaea. Verh. Naturf. Ges. Basel. Bd. VII.* **1882.**

Kollmann. *Beiträge zur Embryologie der Affen. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1892.**

Kükenthal, Willy. *Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. II. Teil. Jena* **1893.** *Denkschriften der Mediz.-naturw. Ges. zu Jena. Bd. III.*

Martin, P. *Ein Pferdeei von 21 Tagen. Schweiz. Arch. f. Tierheilk. Bd. XXXII.* **1890.**

Meigs. *Memoir on the reproduction of the Opossum (Didelphys). Trans. Amer. phil. Soc. Vol. X.* **1853.**

Morgan, T. H. *Development of mammals. Amer. Natur. Vol. XXV.* **1891.**

Prévost et **Dumas.** *De la génération dans les mammifères et des premiers indices du développement de l'embryon. Ann. des sc. nat. T. III.* **1824.** *p. 113.*

Rathke, H. *Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Tiere. Leipzig* **1832.**

Reichert. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Meerschweinchens. Arch. Anat. u. Phys.* **1860;** *Abh. Kl. Akad. Wiss. Berlin 1861. Berlin* **1862.**

Schäfer, E. A. *A contribution to the history of development of the guinea pig. Journ. Anat. and Phys. Vol. X.* **1876;** *Vol. XI.* **1877.**

Selenka, E. *Studien über Entwickelungsgeschichte der Tiere. Heft 1. Keimblätter der Maus.* **1883.** *Heft 3. Die Blätterumkehrung im Ei der Nagetiere.* **1884.** *Heft 4. Das Opossum.* **1886.** *Heft 5. Beutelfuchs und Känguruhratte, Tragulus javanicus.* **1891.** *Heft 6 u. 7. Menschenaffen. III. Kap. Entwickelung des Gibbon (Hylobates und Siamanga). Wiesbaden* **1900.**

— *Ueber die Entwickelung des Opossum (Didelphys). Biol. Centralbl. Bd. V.* **1885.**

— *Zur Entwickelung der Affen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.* **1890.** *S. 1257.*

— *Blattumkehr im Ei der Affen. Biol. Centralbl. Bd. XVIII.* **1898.**

Semon, Richard. *Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Bd. II.* **1894.** *p. 61.*

— *Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Jena* **1897.**

11) Mensch.

Ahlfeld, Fr. *Beschreibung eines sehr kleinen menschlichen Eies. Arch. f. Gynäkol. Bd. XIII.* **1878.**

Beigel, H., u. Löwe. *Beschreibung eines menschlichen Eichens aus der 2. bis 3. Woche der Schwangerschaft. Arch. f. Gynäkol. Bd. XII.* **1877.**

Beigel, H. *Der drittkleinste bisher bekannte menschliche Embryo. Arch. f. Gynäkol. Bd. XIII.* **1878.**

Van Beneden, Ed. *Sur la présence chez l'homme d'un canal archentérique. Anat. Anz. Bd. XV.* **1899.**

Berlacchini, Pietro. *Descrizione di un giovane embrione umano lungo mm 3,93. Modena, Soc. tipografica.* **1896.**

— *Descrizione di un embrione umano della lunghezza di cinque millimetri. Istit. Anat. norm. um. R. Univers Modena.* **1897.**

— *Descrizione di un giovanissimo embrione umano con speciale riguardo allo sviluppo dei centri nervosi. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XV.* **1898.**

Breuss, K. *Ueber ein menschliches Ei aus der 2. Woche der Gravidität. Wiener med. Wochenschr.* **1877.**

Buxton, B. H. *Photographs of a series of sections of an early human embryo. Journ. Anat. and Physiol. Bd. XXXIII. N. S. Bd. XIII.* **1899.**

Chiarugi, G. *Di un uovo umano del principio della seconda settimana e degli inviluppi materni del medesimo. Boll. Soc. Cultori Sc. med. Siena. Anno 5.* **1887.**

— *Anatomia di un embrione umano della lunghezza di mm 2,6 in linea retta. Atti Soc. tosc. sc. nat. Pisa. T. X.* **1888** *u. Arch. ital. de biol. T. XII.* **1889.**

Dixon, A. Francis. *Demonstration of some early human ova. Trans. R. Acad. Med. Ireland. Vol. XV.* **1897.**

Ecker, A. *Beiträge zur Kenntnis der äufseren Formen jüngster menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1880.**

— *Besitzt der menschliche Embryo einen Schwanz? Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1880*.**

— *Replik und Kompromifssätze nebst Schlufserklärung von W. His. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1880†.**

Eternod, A. C. F. *Communication sur un oeuf humain avec embryon excessivement jeune. Monitore zool. ital. Anno V.* **1894** *u. Arch. ital. biol. T. XXI.* **1894.**

— *Premiers stades de le circulation sanguine dans l'oeuf et l'embryon humain. Anat. Anz. Bd. XV.* **1898.**

— *Il y a un canal notochordal dans l'embryon humain. Anat. Anz. Bd. XVI.* **1899.**

— *De la présence dans l'embryon humain d'un canal notochordal, soit d'un archentéron homologue à celui des organismes inférieurs. Arch. scienc. phys. et nat. Année CIV. Genève* **1899.**

Feldbausch. *Ein $4^3/_4$ mm langer Embryo aus der dritten Woche der Schwangerschaft. Wochenbl. d. pfälz. Aerzte. Jahrg. XI.* **1895.**

Fol, H. *Description d'un embryon humain de cinq millimètres et six dixièmes. Recueil zoologique suisse. T. I.* **1884.**

— *Sur la queue de l'embryon humain. Compt. rend. T. C.* **1885.**

Froriep. *Junge menschliche Embryonen. Med. Korrespondenzbl. d. württemberg. ärztl. Vereins. Bd. LXVIII.* **1878.**

Gerlach, Leo. *Ein Fall von Schwanzbildung bei einem menschlichen Embryo. Morph. Jahrb. Bd. VI.* **1880.**

Giacomini, C. *Su alcune anomalie di sviluppo dell' embrione umano. Atti della R. Acad. delle Sc. di Torino. Vol. XXIII. Torino* **1888;** *Vol. XXIV.* **1889.** *Arch. ital. biol. T. IX.* **1888.**

— *Sulle anomalie di sviluppo del embrione umano. Atti d. R. Accad. d. Sc. d. Torino. Vol. XXXII.* **1896.**

— *Un ovo umano di 11 giorni. Giornale della R. Accad. di Med. di Torino. Vol. III. Torino* **1897.**

— *Sur les anomalies de développement de l'embryon humain. Arch. ital. Biol. T. XXVII.* **1897;** *T. XXIX.* **1898.**

Halpryn. *Mitteilungen über die Präparationsergebnisse einer frühzeitigen menschlichen Frucht. Mitt. embryol. Inst. Univ. Wien. Bd. I.* **1880.**

Hennig, C. *Ueber eines der jüngsten menschlichen Eier und über Fortbestand der Allantois. Arch. f. Gynäkol. Bd. V.* **1873.**

Hensen, V. *Beitrag zur Morphologie der Körperform und des Gehirns des menschl. Embryos. Arch. Anat u. Phys. Anat. Abt.* **1877.**

His, W. *Zur Kritik jüngerer menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1880.**
— *Ueber den Schwanzteil des menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1880*.**
— *Anatomie menschlicher Embryonen. Heft 1. Embryonen des ersten Monats. Leipzig* **1880†.** *Heft 2. Gestalt und Gröſsenentwickelung bis zum Schluſs des zweiten Monats. Leipzig* **1882.** *Heft 3. Zur Geschichte der Organe. Leipzig* **1885.**
— *Die Entwickelung der menschlichen und tierischen Physiognomieen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1892.**
— *Besprechung eines jüngeren menschlichen Embryo. Verh. d. Ges. deutscher Naturf. in Wien.* **1894.**
Jankelowitz, A. *Ein junger menschlicher Embryo und die Entwickelung des Pankreas bei demselben. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.* **1895.**
Janosik, J. *Zwei junge menschliche Embryonen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXX.* **1887.**
Keibel, F. *Ein sehr junges menschliches Ei. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1890.**
— *Ein menschlicher Embryo mit scheinbar bläschenförmiger Allantois. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1891.**
— *Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1891*.**
— *Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. Anat. Anz. Bd. VI. p. 670.* **1891†.**
— *Ueber einen menschlichen Embryo von 6,8 mm gröſster Länge. Verh. Anat. Ges. Tübingen.* **1899.**
v. Koelliker, A. *Der W. Krause'sche menschliche Embryo mit einer Allantois. Ein Schreiben an Herrn Prof. His. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1882.**
— *Einige Beobachtungen über die Organisation junger menschlicher Embryonen. Sitzber. Phys.-med. Ges. Würzburg.* **1883.**
Kollmann, J. *Beiträge zu der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Zeitschr. f. Biol. Bd. III.* **1868.**
— *Die menschlichen Eier von 6 mm Gröſse. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1879.**
— *Die Körperform menschlicher normaler und pathologischer Embryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1889.** *Suppl.*
— *Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe etc. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1889*.**
— *Die Anatomie menschlicher Embryonen von W. His. Vortrag. Verhandl. d. Naturf. Ges. in Basel. Bd. VIII.* **1889†.**
— *Die Entwickelung der Chorda dorsalis beim Menschen. Anat. Anz. Bd. V.* **1890.**
— *Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1891.**
Kossmann. *Zur Histologie der Extrauterinschwangerschaft nebst Bemerkungen über ein sehr junges, mit der uterinen Decidua gelöstes Ei. Zeitschr. f. Geburtshülfe u. Gynäkologie. Bd. XXVII.* **1893.**
Krause, W. *Ueber einen frühzeitigen menschlichen Embryo. Zool. Anz. Bd. III.* **1880.**
— *Ueber zwei frühzeitige menschliche Embryonen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXV.* **1880*.**
— *Ueber die Allantois des Menschen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1875** *u. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXVI.* **1881.**
Leche, W. *Ueber einen jungen menschlichen Embryo. Verh. d. biolog. Vereins in Stockholm.* **1889.**
Mall, F. *A human embryo twenty-six days old. Journ. of Morphol. Vol. V.* **1891.**
— *A human embryo of the second week. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**
— *Early human embryos and the mode of their preservation. The Johns Hopkins Hospital Bulletin.* **1893*.**
— *The value of embryological specimens. Maryland med. Journal.* **1898.**
— *A contribution to the study of the pathology of early human embryos. Johns Hopkins Hospital Reports. Vol. IX.* **1900.**
Marchand. *Mikroskopische Präparate von zwei frühzeitigen menschlichen Eiern und einer Decidua. Sitzber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. Marburg.* **1898.**
Massa, T. *Un embrione umano nei primissimi stadii di sviluppo. Giorn. Ass. napol. di med. e natural. Anno 9.*
Merkel, Fr. *Menschliche Embryonen verschiedenen Alters, auf Medianschnitten untersucht. Abh. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Math.-phys. Cl. Bd. XL.* **1894/95.**
Müller, Joh. *Zergliederungen menschlicher Embryonen aus früherer Zeit der Entwickelung. Arch. f. Anat. u. Phys.* **1830.**
Phisalix, C. *Etude d'un embryon humain de 10 millimètres. Arch. de zool. expér. Sér. 2. T. VI.* **1888.**
Piper, H. *Ein menschlicher Embryo von 6,8 mm Nackenlinie. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1900.**

v. Preuschen. *Vorläufige Mitteilung über die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung eines frischen menschlichen Embryos mit freier blasenförmiger Allantois (3,7 mm Länge). Mitteil. d. Naturw. Vereins von Neuvorpommern u. Rügen. 12. Jhrg.* **1884.**

— *Die Allantois des Menschen. Wiesbaden* **1887.**

Reichert, C. *Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht im bläschenförmigen Bildungszustande, nebst vergleichenden Untersuchungen über die bläschenförmigen Früchte der Säugetiere u. des Menschen. Abh. d. Königl. Akad. Wiss. Berlin.* **1873.**

Remy, Ch. *Observation d'un embryon humain long d'un centimètre. Robin's Journ. anat.* **1880.**

Schlesinger, W. *Menschliches Ei aus sehr früher Zeit der Schwangerschaft. Intern. klin. Rundschau. Bd. II.* **1888.**

Schroeder van der Kolk. *Waarnemingen over het maaksel van de menschelijke Placenta en over haren bloeds-omloop. Verhandelingen der erste Classe van het Koninkl. Nederl. Institut van Wetenschappen. Amsterdam.* **1851.**

Schwabe. *Beschreibung einer sehr frühzeitigen menschl. Frucht im bläschenförmigen Bildungszustande. Diss. inaug. Berlin* **1879** *u. Zeitschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkologie. Bd. IV.* **1879.**

Soemmering, Th. *Icones embryonum humanorum. Francofurti* **1799.**

v. Spee, Graf F. *Ueber ein menschliches Ei mit flach ausgebreiteter Keimscheibe. Mitt. für den Verein Schlesw.-Holst. Aerzte. Heft 11.* **1888.**

— *Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neur. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1889.**

— *Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwickelungsstufen des menschlichen Eies. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1896.**

v. Stubenrauch, Ludwig. *Beschreibung einiger junger menschlicher Früchte aus dem ersten und zweiten Monat der Schwangerschaft. München. Diss.* **1889.**

Sutton, J. *On an early tubal ovum. Tr. of the Obstetr. Soc. of London. V.* **1894.**

Tettenhamer, Eug. *Ueber das Vorkommen offener Schlundspalten bei einem menschlichen Embryo. Arb. aus d. anat. Inst. zu München.* **1892.**

Thomson, Allen. *Contribution to the history of the structure of the human ovum and embryo before the third week after conception. Description of some early ova. Edinburgh Med. and Surg. Journal. Vol. LII.* **1839** *u. Froriep's Neue Notizen vom Jahre* **1840.**

Toldt, C. *Ueber die Altersbestimmung menschlicher Embryonen. Prager med. Wochenschr.* **1879.** *p. 121 u. 133.*

Waldeyer. *Anatomische Untersuchung eines menschlichen Embryos von 18—30 Tagen. Heidenhain's Studien des physiol. Instituts zu Breslau. Heft 3. Leipzig* **1865.** *S. 54—68.*

Wharton, Jones Thomas. *On the first changes in the ova of the mammifera in consequence of impregnation and on the mode of origin of the chorion. Philos. Transactions Royal Soc. London.* **1837.** *P. II.*

Zimmermann, K. W. *Rekonstruktion eines menschlichen Embryos von 7 mm Länge aus der 4. Woche. Verh. Anat. Ges. Bd. III.* **1889.**

— *Ueber Kopfhöhlenrudimente beim Menschen. Arch. mikr. Anat. Bd. LIII.* **1898.**

Außerdem wird verwiesen auf A. LII: **Coste 1847—1859. Ecker 1851—1859. Frdl 1845.**

Erstes Kapitel.

Die Geschlechtszellen.

Von

Professor **W. Waldeyer.**

I. Einleitung. Zeugungsformen. Begriffsbestimmung.

Nach dem jetzigen Stande unseres Wissens gehen sämtliche auf der Erde neu entstehende Lebewesen, seien es die in ihrer Organisation einfachsten oder zusammengesetztesten, seien es tierische oder pflanzliche, aus bereits bestehenden lebenden Wesen gleicher Art hervor; man nennt diesen Vorgang: elterliche Zeugung, Tokogonie oder Generatio aequalis. — Im Gegensatze hierzu bezeichnet man mit den Namen: Urzeugung, Archigonie oder Generatio spontanea (auch aequivoca) die Entstehung neuer Lebewesen aus unbelebtem. unorganisiertem Material. Wie bemerkt, ist eine solche Zeugung unter den gegenwärtigen Verhältnissen unseres Planeten durch nichts erwiesen.

Die einfachste Form der elterlichen Zeugung — wir werden sie von jetzt ab schlechtweg als „Zeugung" bezeichnen — ist die Entstehung eines neuen Lebewesens durch Teilung (Divisio) eines vorhandenen Wesens gleicher Art. Als eine Unterart der Teilung ist die Sprossung (Gemmatio) anzusehen.

Die Teilung kann eine Zweiteilung oder eine Mehrfachteilung sein; die Zweiteilung ist die weitaus häufigere Form. Das Charakteristische jeder Teilungsvermehrung ist, daß sämtliche Teilungsstücke nach Größe und sonstiger Beschaffenheit im wesentlichen gleich sind. Sonach geht bei der Divisio der Elterorganismus in seine Teilstücke, Kinderorganismen, gerade auf — nach geschehener Teilung bleibt kein Elterorganismus zurück.

Bei der Sprossung werden von einem Elterorganismus ein oder mehrere kleinere Stücke abgelöst, in denen die wesentlichen Bestandteile des Elterorganismus enthalten sind; diese Stücke, Sprossen, Gemmae, Gemmulae, wachsen zu neuen Organismen derselben Art heran, während der Elterorganismus als solcher bestehen bleibt und in der Folge noch weiteren Sprossengenerationen das Dasein geben kann.

Diese beiden Formen der Zeugung werden vorzugsweise an den einzelligen Organismen, den Protophyten und Protozoen, beobachtet.

Wir wissen ferner, dass man von mehrzelligen Tieren und Pflanzen, Metazoen und Metaphyten, größere, aus vielen Zellen bestehende Stücke, Knospen, Stecklinge, Reiser etc. abtrennen kann, oder daß solche Stücke sich auch spontan ablösen, und daß diese unter günstigen Bedingungen sich wieder zu einem ganzen Organismus gleicher Art entwickeln können. Man kann mit demselben Erfolge auch manche Tiere und Pflanzen — von Tieren z. B. die Quallen — bis zu einer gewissen Grenze in gleichgroße Stücke zerlegen. Bei allen diesen Formen der Zeugung — wir sprechen von „Zeugung" aber nur dann, wenn der Vorgang ein natürlicher, spontaner, kein künstlich herbeigeführter ist — ist die zeugende Thätigkeit nicht an besondere, für die Zeugung eingerichtete Teile des zeugenden Organismus gebunden. Falls dieser aus einer einzigen Zelle besteht, ein einzelliger ist, versteht sich das bei der einfachen Teilungszeugung von selbst; bei der Sprossungszeugung sieht man die Sprossen nicht aus besonders dafür bestimmten Abschnitten der elterlichen Zellgeschöpfe hervorgehen. Falls der Organismus ein mehrzelliger ist, ist es ein Verband von ihn zusammensetzenden Zellen, Zellen aber, die sich durch nichts auszeichnen, welche, als Knospe, Reiser oder Steckling abgetrennt, sich weiter entwickeln und so die Grundlage eines neuen Wesens gleicher Art abgeben.

Diesen Formen der Zeugung, welche wir im allgemeinen als somatogene bezeichnen können, insofern der ganze Körper des Lebewesens oder doch ein größeres Stück desselben dabei beteiligt ist, steht eine andere, die cytogene gegenüber. Bei der cytogenen Zeugung wird die Zeugungsthätigkeit im Organismus auf besonders hierzu ausgebildete Zellen desselben, die Zeugungszellen oder Geschlechtszellen, übertragen. Es verlieren dann zumeist die übrigen Zellen des betreffenden Organismus die Fähigkeit zur Hervorbringung eines neuen Organismus, zur Zeugung; in anderen Fällen, z. B. bei manchen Tierstöcken und einer großen Anzahl Pflanzen, behalten sie diese Fähigkeit insofern bei, als die Möglichkeit, durch Stecklinge oder Knospen sich zu vermehren, ungeschwächt erhalten bleibt.

Es ist klar, daß von der Ausbildung besonderer Zeugungszellen nur bei mehrzelligen Organismen, den Metaphyten und Metazoen, die Rede sein kann. Bei den einzelligen Lebewesen kann es nur eine somatogene Zeugung geben, da bei der Teilung der ganze Leib des einzelligen Wesens, nicht ein besonders dazu bestimmtes Stück desselben, sich an der Zeugung beteiligt. Auch für die Sprossung gilt dies, wie leicht darzuthun.

Die cytogene Zeugung verdient diesen Namen mit Recht, weil sie an einzelne Zellen, die besonders ausgebildet werden und in einem bedeutungsvollen Gegensatze zu den übrigen Zellen des Organismus stehen, geknüpft ist und weil somit jeder neue Organismus, der auf diesem Wege entsteht, von einer singulären besonderen Zelle anhebt. Sie zerfällt wieder in zwei Hauptformen, in eine ungeschlechtliche (monogene) und in eine geschlechtliche (amphigene) Zeugung.

Bei der monocytogenen Zeugung bilden sich Zellen des elterlichen Organismus zu Fortpflanzungskörpern indifferenter Art aus, die für

sich allein imstande sind, sich zu einem, dem elterlichen Organismus gleichenden neuen Lebewesen zu entwickeln. Solche Fortpflanzungskörper nennt man Sporen, Spori[1]). Bei der amphicytogenen Zeugung entstehen zwei verschiedene Fortpflanzungskörper, die, wie die Sporen, nichts anderes als besonders für den Zweck der Zeugung ausgebildete Zellen, Fortpflanzungszellen, Zeugungszellen sind; aber es müssen der Regel nach zwei verschiedene Zellen zu einer verschmelzen, Kopulation, wenn ein neues Lebewesen der gleichen Art sich entwickeln soll; dieses entwickelt sich dann aus dem durch die Kopulation entstandenen gepaarten Zellkörper (Zellenpaarling). Die eine Art dieser Fortpflanzungszellen nennt man Eizellen oder auch schlechtweg Eier, Ova, die andere Art Samenzellen, Samenkörper, Spermatosomata, oder, wie wir es hier nach L. Auerbach's Vorschlage (612) thun wollen, Spermien, Spermia, welcher Name schon eine weite Verbreitung gewonnen hat.

Indem bei den höheren Pflanzen – hier freilich nur bei wenigen Arten — und bei weitem den meisten Tierarten, der Evertebraten sowohl wie der Vertebraten, die Eizellen von anderen Individuen erzeugt werden als die Spermien, so sondern sich die einzelnen Personen jeder der betreffenden Tier- oder Pflanzen-Art in zwei Gruppen, je nach ihrer Beteiligung am Zeugungsgeschäft: in die weiblichen Individuen, d. h. diejenigen, welche die Eier liefern, und in die männlichen, welche die Spermien hervorbringen. So kommt es zu einer Unterscheidung der Geschlechter, des männlichen und des weiblichen, und hiernach spricht man denn auch von den Eiern als den weiblichen Fortpflanzungskörpern und von den Spermien als den männlichen. Auch die Bezeichnung Geschlechtszellen, unter der beiderlei Fortpflanzungsgebilde zusammengefaßt werden, geht hierauf zurück. Insofern endlich, als zumeist die beiderlei Geschlechtszellen in der That auf getrennte Personen verteilt sind, hat man (Haeckel) diese geschlechtliche Zeugungsform auch als Gonochorismus bezeichnet.

Daneben kommt als Regel bei vielen Evertebraten-Species der Fall vor, daß ein und dasselbe Individuum beiderlei Geschlechtszellen hervorbringt (Bandwürmer, zahlreiche Mollusken u. a.); man bezeichnet dieses als „Hermaphroditismus". Außerdem kommt eine Rückbildung der geschlechtlichen Zeugung vor derart, daß eine Art der Geschlechtszellen, und zwar trifft dies ausschließlich die Eizellen, befähigt wird, auch ohne Kopulation mit der anderen Geschlechtszelle, also der Samenzelle, sich zu einem neuen Individuum zu entwickeln; man nennt dies „Parthenogenesis". Soweit man aber weiß, besteht bei keiner der betreffenden Arten eine rein parthenogenetische Fortpflanzung; sie ist immer mit sexueller, also Kopulations-Fortpflanzung gemischt. Bei Wirbeltieren kommt eine Parthenogenesis nicht vor; vgl. hierüber Bonnet (614a), dessen kritischer Beanstandung aller als parthenogenetisch gedeuteten Vorgänge bei Vertebraten ich durchaus zustimme.

Wenn vorhin gesagt worden ist, daß der Name „cytogene Zeugung" deshalb passend sei, weil bei dieser Form jeder neue Organismus von einer singulären Zelle anhebe, so scheint damit im Widerspruche zu

1) Von σπόρος, die Saat, der Samen.

stehen, daß — abgesehen von der Parthenogenesis — der Zeugungs- und Entwickelungsvorgang an eine Paarung zweier Zellen gebunden ist. Morphologisch hat aber der aus der Kopulation von Ei- und Samenzelle hervorgegangene Zellenpaarling, die „Furchungszelle", den Wert einer einzigen Zelle und verhält sich auch durchaus als eine solche. Sie, die Furchungszelle, zeigt nur einen Kern, den „Furchungskern", der aus den Bestandteilen des Kernes der Eizelle und der Samenzelle hervorgegangen ist (O. Hertwig — M. 1247—1251); vgl. hierzu Kapitel II.

Man pflegt nun die verschiedenen Zeugungsformen auch schlechtweg einzuteilen in die geschlechtlichen (digenen oder amphigenen) und ungeschlechtlichen (monogenen); zu den letzteren würden dann gehören die Teilungszeugung, die Sprossungszeugung, die Knospenzeugung und die Sporenzeugung.

Bei allen diesen Zeugungsarten ist nur ein zeugendes Individuum vonnöten, und, falls Fortpflanzungskörper (Sporen) gebildet werden, genügt eine einzelne Spore zur Zeugung. Die geschlechtliche Zeugung begreift, außer der gewöhnlichen Form des Gonochorismus, auch noch den Hermaphroditismus und die Parthenogenesis. Denn bei dem ersteren ist, obzwar nur ein zeugendes Individuum beiderlei Fortpflanzungskörper hervorbringt, doch das Zusammenwirken je zweier verschiedener Fortpflanzungskörper unerläßlich, und bei der letzteren liegt, obwohl sie der Form nach monogen erscheint, dennoch ein amphigener Zeugungscharakter zu Grunde, da sie, wie bemerkt, nur eine Rückbildung der geschlechtlichen Form darstellt.

Noch eine andere bis jetzt nicht erwähnte Zeugungsform gehört hierher, der Generationswechsel, Metagenesis. Im Generationswechsel sind die geschlechtliche und ungeschlechtliche Zeugung miteinander derart in einen Zeugungskreis verbunden, daß ein Individuum einer bestimmten Art zunächst sich monogen fortpflanzt, sei es durch Teilung, Knospung, Sprossung oder auch durch parthenogenetische Eier, und daß die auf diese Weise erzeugten Nachkommen, entweder der nächsten Generation oder auch späterer Generationen, geschlechtlich differenziert werden, indem sie die Fähigkeit zur Ei- und Spermienbildung erhalten. Aus den befruchteten Eiern gehen dann wieder Individuen hervor, die sich ungeschlechtlich fortpflanzen, und so läuft der Zeugungskreis im Wechsel der Formen weiter. Wie leicht begreiflich, kann die Metagenesis in einer Anzahl verschiedener Abarten auftreten.

Zeigt sich hierin und in der Parthenogenesis, daß zwischen geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Zeugungsformen Uebergänge bestehen, so finden sich andererseits auch bei den einfachsten Geschöpfen, die sich nur monogen fortpflanzen, Akte, die an eine Befruchtungsthätigkeit, wie sie nur bei der Kopulation der geschlechtlich differenzierten Fortpflanzungskörper vorkommt, erinnern, und es scheint, daß solche Akte von Zeit zu Zeit eingreifen müssen, damit die Art erhalten bleibe. Es gehört u. a. hierher die Kopulation der Infusorien, welche neuerdings durch die Forschungen von Maupas und R. Hertwig in diesen Beziehungen klar gestellt worden ist. Ja, noch mehr: bei einigen Genera, wie z. B. bei den Vorticelliden, ergiebt sich sogar ein Dimorphismus der sich kopulierenden Individuen. Einzelne Individuen einer Vorticellen-

Kolonie liefern durch wiederholte Teilung eine Nachkommenschaft besonders kleiner Geschöpfe, welche sich von ihren Stielen ablösen und frei im Wasser umherschwimmen; man nennt diese kleinen Formen „Mikrogameten“. Andere Individuen der Kolonie bleiben von normaler Größe, es sind die „Makrogameten“. Bei den Paarungen nun kopuliert immer ein Mikrogamet mit einem Makrogameten, indem die ersteren frei schwimmend die letzteren aufsuchen. Vgl. hierzu besonders Kapitel II.

Wir sind in eine kurze Besprechung der Zeugungsformen eingegangen, um den Begriff der Geschlechtszellen, d. i. der Samenzellen und der Eizellen, mit denen wir es in Kapitel I zu thun haben, scharf fassen zu können. Es ergiebt sich aus dem Gesagten, um kurz zu rekapitulieren, daß wir unter Geschlechtszellen, ganz allgemein gesprochen, Zellen zu verstehen haben, welche die Fähigkeit besitzen, auf dem Wege fortgesetzter Teilung neue Individuen aus sich hervorgehen zu lassen. Insbesondere sprechen wir von Geschlechtszellen, wenn diese Zellen einen Befruchtungscharakter angenommen haben, der darin beruht, daß sie sich in zwei Arten sondern, deren keine der Regel nach für sich allein ein neues Individuum aus sich hervorgehen lassen kann, daß aber, wenn eine Zelle der einen Art mit einer Zelle der zweiten Art sich zu einer neuen Zelle, einem Paarling vereint, aus dieser neuen gepaarten Zelle heraus ein neues Individuum sich entwickelt.

Bei dieser Paarung (Kopulation) der Geschlechtszellen vollzieht sich der Vorgang, den wir „Befruchtung“ (Foecundatio) nennen, und ich sprach deshalb vorhin von einem Befruchtungscharakter der Zellen. Altem Sprachgebrauche nach sieht man bei der Paarung in der nämlichen Geschlechtszelle, der Spermie, das aktive, befruchtende Element, in der weiblichen, dem Ei, das passive, befruchtete. S. Kap. II (Hertwig).

Die Geschlechtszellen zeigen nun überall, wo sie vorkommen, einen ausgesprochenen Dimorphismus, der an den eben besprochenen Fall der Vorticellen-Kolonien mit ihren Mikro- und Makrogameten anschließt, obwohl — vgl. hierüber O. Hertwig (66 I S. 217 ff.) — Unterschiede bestehen, auf die hier näher einzugehen nicht der Ort ist. Dieser Dimorphismus, welcher wohl aus dem Prinzipe der Arbeitsteilung zu erklären ist, wandelt die bei der ersten Entwickelung völlig gleich erscheinenden Sexualzellen in ganz auffälliger Weise um: die eine Art der Geschlechtszellen, die männlichen, bilden ihren protoplasmatischen Anteil zurück, dagegen ihren centrosomalen besonders aus. So erlangen sie, bei geringer Größe, für gewöhnlich mit der Form einer langschwänzigen Geißelzelle, an der man ein Kopfstück und einen Schwanzfaden unterscheidet — s. Fig. 5 — eine große Beweglichkeit und haben als specielle Aufgabe die, die andere Geschlechtszellenart, die weiblichen, zwecks der Kopulation aufzusuchen und diese Kopulation durch Eindringen in die weiblichen Zellen zu bewerkstelligen. Die weiblichen Geschlechtszellen bilden dagegen ihren protoplasmatischen Anteil besonders aus und nehmen eine unter Umständen sehr erhebliche Menge von Nahrungsstoffen auf, während ihr centrosomaler Anteil sich zurückzubilden scheint. So stellen die ausgebildeten Eizellen großenteils sehr ansehnliche Elemente dar, welche meist unbeweglich sind und vor allem einen großen Zellenleib

besitzen. Sie haben die Aufgabe, bei der Entwickelung des neuen Individuums als materielle Unterlage zu dienen, so daß es scheint, als gingen die neu entstehenden Wesen ausschließlich aus ihnen hervor. Das ist bis zu einem gewissen Grade auch richtig; wir kommen alsbald hierauf zurück.

Wie die männlichen Geschlechtszellen, die Spermien, bei den völlig getrennt geschlechtlichen Wesen ausschließlich von den männlichen Individuen geliefert werden, so werden die weiblichen Geschlechtszellen, die Eizellen, ausschließlich von den weiblichen Individuen der betreffenden Art hervorgebracht. Es geschieht dieses bei beiden Geschlechtern in der Wirbeltierreihe durchweg in besonderen Organen, die ihrem Baue nach am meisten an Drüsen erinnern und daher gewöhnlich als Keimdrüsen bezeichnet werden. Die männlichen Keimdrüsen heißen die Hoden, Testes, die weiblichen die Eierstöcke, Ovaria.

Wie angegeben wurde, kommt der Dimorphismus der Geschlechtszellen im wesentlichen durch die verschiedene Ausbildung des Protoplasmaleibes und des in den Centrosomen gegebenen kinetischen Apparates der Zellen zustande. Am Kern zeigen sich, was die Massenverhältnisse betrifft, keine Verschiedenheiten; im Gegenteil, Spermien wie Eizellen führen — und es ist dies ein für die Befruchtungs- und Entwickelungslehre besonders wichtiger Punkt — wie es nach den bisherigen Beobachtungen scheint, stets eine äquivalente Menge Kernsubstanz. (Vgl. O. Hertwig 66, I, S. 218 ff.)

Wenn also vorhin darauf hingewiesen wurde, daß bei der Entwickelung eines neuen Individuums die Eizelle im wesentlichen das Material für dasselbe abgebe, so muß dies dahin näher bestimmt werden, daß an Kernsubstanz die männliche Geschlechtszelle ebenso viel beisteuert wie die weibliche. Das Nahrungsmaterial für die weitere Vermehrung der Protoplasma- und Kernmassen, sowie den unmittelbar übergehenden Anteil an Protoplasma für die ersten durch Teilung der Furchungszelle sich bildenden Zellen des jungen Organismus, liefert die Eizelle.

Im Voraufgehenden ist versucht worden, in aller Kürze den Begriff der Fortpflanzungszellen und ihre Bedeutung für die Entwickelung des Embryos klar zu machen.

Indem wir zu einer genaueren Besprechung der Geschlechtszellen übergehen, ist vorab daran zu erinnern, daß dieselben bei den Wirbeltieren, welche wir hier vorzugsweise zu berücksichtigen haben, nicht völlig isoliert, als reine Spermien und reine Eizellen zur Verwendung kommen, sondern, und insbesondere trifft dies für die Spermien zu, gemischt mit den Absonderungen verschiedener Drüsen. So erscheint das seitens des Mannes bei dem Begattungsakte gelieferte Produkt als eine Flüssigkeit, welche die Spermien enthält, aber der Hauptsache nach aus einer Mischung mehrerer Drüsensekrete besteht; wir nennen die Flüssigkeit den „Samen", „Sperma", auch wohl zu schärferer Bestimmung „männlichen Samen", „Sperma virile".

Die Eizellen wandeln sich, wie bemerkt, bevor sie zur Befruchtung kommen, durch Aufnahme einer größeren oder geringeren Menge von Nährstoffen und durch Ausbildung zum Teil sehr kompliziert beschaffener Hüllen in weiter ausgestaltete Gebilde um, die wir nun nicht

mehr „Eizellen“, sondern „Eier“ nennen. Unsere Darstellung hat nun auch diese Bildungen, die Samenflüssigkeit und das Sperma im ganzen, sowie die von der Eizelle aufgenommenen Nährstoffe und die Eihüllen, kurz, die völlig ausgebildeten Eier zu behandeln. Wir beginnen mit dem Sperma.

II. Samen, Sperma.

α) Physikalisches und chemisches Verhalten.

Die durch eine Ejakulation entleerte Flüssigkeit, der *Samen*, *Sperma*, stellt sich beim Menschen unter normalen Verhältnissen unmittelbar nach der Entleerung als eine weißlich-trübe, gelatinöse Masse dar, schwerer als Wasser, von eigentümlichem Geruch, Samengeruch — man hat denselben mit dem Geruche von Kastanien und von Sauerdorn oder [Deutsche med. Presse, 1900, No. 20] mit dem beim Brühen grüner Bohnen entstehenden verglichen — und schwach alkalischer Reaktion. In kurzer Frist wird dieses gelatinöse Produkt jedoch mehr dünnflüssig und erweist sich bei beginnender Eintrocknung als klebrig. Vollständig eingetrocknet bildet das Sperma an Zeugstoffen, Wäschestücken und dergl. gesteift sich anfühlende gelbbräunliche Flecken mit dunkleren Rändern; dieselben lassen sich namentlich in lauwarmem Wasser leicht wieder aufweichen, und man ist imstande die wichtigsten morphologischen Bestandteile des Spermas, die Spermien, selbst noch in Flecken älteren Datums durch solche Aufweichung nachzuweisen.

Der ejakulierte Samen ist, wie bemerkt, ein Gemisch verschiedener drüsiger Produkte, und zwar des Hodens, des Nebenhodens, der Samenblasen, der Prostata, der Cowper'scher Drüsen und der Urethraldrüsen (Littre'schen Drüsen). Er enthält, abgesehen vom Wasser, eine Reihe sehr bemerkenswerter chemischer Bestandteile in Lösung, sowie eine ansehnliche Zahl morphologischer, durch das Mikroskop nachweisbarer Elemente.

Chemisch ist vor allem der große Reichtum an festen Bestandteilen hervorzuheben, den bereits die ersten Bestimmungen von Vauquelin und Kölliker (citiert nach Kühne's Lehrbuch der physiologischen Chemie, Leipzig 1868) ergeben haben: 90 Proz. Wasser auf 10 Proz. feste Bestandteile, unter diesen 6 verbrennliche, 4 Asche, darin 3 phosphorsaurer Kalk. Nach Kölliker enthält der Samen von Stieren und Hengsten nur 80—82 Proz. Wasser, jedoch auch weniger Aschenmaterial. Als die wichtigsten besonderen Bestandteile sind anzuführen: die gewöhnlichen, in organischen Flüssigkeiten sich vorfindenden *Salze*, als Hauptmasse ein schleimiges *Nukleoalbumin*, fällbar durch Zusatz einer geringen Menge von Essigsäure und wieder löslich in einem kleinen Ueberschusse der letzteren (Neumeister 182a II), ferner einen von Posner nachgewiesenen albumosenartigen Körper und das *Spermin*, eine von Schreiner (232) entdeckte Base, die von Ladenburg und Abel für Aethylenimin, von Kobert als zum polymeren Aethylenimin, dem Diäthylenimin (Piperazin) $\left(C_2H_4 \langle {}^{NH}_{NH} \rangle C_2H_4\right)$ gehörig erklärt wird. Neumeister (182a II), dem ich diese Angaben entlehne, bezweifelt die Albumosennatur des von Posner nachgewiesenen Körpers, da sich bisher alle Angaben

vom Vorkommen von Albumosen in normalen Körpersäften oder Organen als irrig erwiesen hätten; jedenfalls seien noch nähere Bestimmungen erforderlich. Auch wird von anderen Seiten (u. a. von POEHL) wieder die Identität des Spermins, d. h. der von SCHREINER nachgewiesenen Base [$(C_2H_5N)_2$ nach SCHREINER's Formel] mit dem Piperazin bestritten (A. POEHL, Weitere Mitteilungen über Spermin, Berliner klin. Wochenschr., 1891, No. 39). Wie aus diesen kurzen Angaben ersichtlich, sind wir kaum über die Anfänge einer Chemie der Samenflüssigkeit hinausgekommen.

Besser steht es mit unserer Kenntnis von den morphologischen Bestandteilen des Ejakulates. Wir finden darin (Fig. 5) als weitaus das Wichtigste 1) die Spermien (*3*, *4* u. *5*), von denen weiter unten ausführlich gehandelt werden soll, 2) sehr beständig runde, große Zellen mit Kernen und kleineren rundlichen Einschlüssen und ähnliche Elemente ohne Kerne (*1*, *1*), die als „Hodenzellen" bezeichnet werden, 3) Lymphocyten (*2*, *2*), 4) cylindrische Zellen mit und ohne Pigmentkörnchen, 5) hyaline kugelige Körper (*8*, *8*), 6) Lecithinkörper, aus der

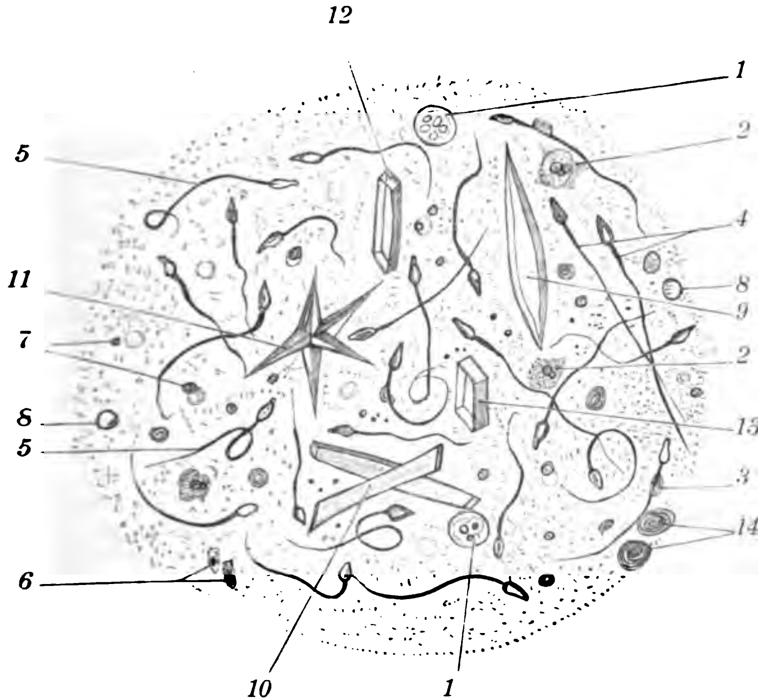


Fig. 5. Menschliches Ejakulat (Sperma hominis ejaculatum), halbschematisch. Vergr. etwa 300. In einer mit feinen Körnchen — Eiweißkörnchen — durchsetzten Flüssigkeit finden sich einzelne größere glänzende Körnchen = Fettkügelchen und dunkelbräunliche Pigmentkörnchen. Ferner: größere kugelige Zellen (*1*) sog. Hodenzellen, Lymphocyten (*2*, *2*), Spermien (*3*, *4*, *5*, *5*). Dem Spermium *3* haftet noch ein Protoplasmarest an; man sieht dies auch noch bei zwei anderen nicht bezeichneten Spermien; die Spermien *4* sind gestreckt, *5* und *5* zeigen eine Oesenbildung. Bei *6* zwei Cylinderzellen, davon eine mit Pigmentkörnchen. *7* kleine Lecithin-Prostatakörper, deren das Ejakulat viele enthält. *8*, *8* hyaline Kugeln, wahrscheinlich degenerierte gequollene Zellen. *9*, *10*, *11*, *12*, *13* Spermakrystalle verschiedener Form und Größe. *14* große Amyloidkörper aus der Prostata.

Prostata stammend (7, 7), 7), mitunter Amyloidkörper derselben Herkunft (*14*), 8) Sympexionkörper aus den Samenblasen, 9) Spermakrystalle verschiedener Form (*9*, *10*, *11*, *12*, *13*) und endlich eine Menge kleiner Granula verschiedener Art: Fettkügelchen, Eiweißgranula, freie Pigmentkörnchen u. a.

Die halbschematische Figur 5 soll die Mehrzahl dieser Bildungen veranschaulichen und zugleich das Bild eines Ejakulates geben, wie es sich unter dem Mikroskope bei beginnender Abkühlung und Eintrocknung darzustellen pflegt; es treten nämlich erst dann die Krystalle auf.

Was die mit dem Namen „Hodenzellen“ bezeichneten Gebilde anlangt, so ist deren Abkunft nicht sicher. Zweifellos sind es stark veränderte Zellen, denn keine der Zellenbestandteile der Hodenkanälchen oder der samenleitenden Wege, die sich dem Sperma beimengen könnten, hat normal die Form dieser großen runden Zellen des Ejakulates. Mir ist es ferner überhaupt zweifelhaft, ob diese Elemente als „Hodenzellen“ zu bezeichnen sind, denn es ist sehr fraglich, ob in einem Ejakulate Bestandteile vorhanden sind, welche noch kurz vor Eintritt der Ejakulation in den Hodenkanälchen lagerten (s. w. u.). Ich neige dazu, diese Elemente zum Teil als veränderte, abgestoßene Epithelien der Harnröhrenschleimhaut anzusehen, zum Teil als veränderte Lymphocyten.

P. Fürbringer (89a) fand die Hodenzellen bei Azoospermie im Inhalte von Nebenhodenkanälchen, welche chirurgisch eröffnet worden waren, und ist geneigt, sie als „Nebenhodenzellen“ zu bezeichnen. Es liegt näher, auch hier an veränderte Lymphocyten, als an veränderte Nebenhodenepithelien zu denken. Lymphocyten können beim Aufquellen sehr wohl solche Formen annehmen wie die sogen. „Hodenzellen“. Aehnlichkeit mit den Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden (s. w. u.) haben sie nicht; jedenfalls müßten es stark veränderte Elemente sein. Es ist übrigens nach den neuerdings von Aigner (1), Hammer (106), Henry (112, 113) u. a. geschilderten Befunden von secernierenden Zellen im Nebenhoden sehr wohl zuzugeben, daß ein Teil der fraglichen Zellen solche Nebenhodenzellen sind.

Ueber die in normalem Sperma selten vorkommenden, unveränderten Lymphocyten ist nicht nötig, weiter etwas zu sagen. — Die cylindrischen Zellen mit und ohne Pigmentkörner stammen vom Epithel der Samenblasen und des Ductus deferens, die hyalinen Tropfen und Kugeln aus irgend welchen hyalin oder mukoid umgewandelten Zellen oder Zellentrümmern der Samenwege, zum Teil sind es auch Sekretmassen; die Lecithin- und Amyloidkörper kommen aus der Prostata. Die Lecithinkörper sind insbesondere von P. Fürbringer (89a) studiert worden. Sie stellen nach ihm kleine Kügelchen von der halben Größe eines roten Blutkörperchens (im Durchschnitt) dar; ihre chemische Reaktion — Fürbringer konnte aus diesen Körnern das charakteristische Platindoppelsalz des Neurins darstellen — weist auf ihre nahe Verwandtschaft zum Lecithin hin. Diese Körper finden sich sehr reichlich im Ejakulat.

Seltener sind die Amyloidkörper der Prostata dem Sperma zugemengt. Wie Fürbringer mit Recht hervorhebt, kommen diese charakteristischen konzentrisch geschichteten Bildungen auch in der Harnröhrenschleimhaut,

und zwar, wie ich finde, in den kleinen LITTRE'schen Drüsen vor. In der Harnblasenschleimhaut sind kleine Schleimdrüsen mit ähnlichen Konkrementen gleichfalls nachgewiesen worden. Auch finden sich nicht selten konzentrisch geschichtete Epithelkörper im Harnblasenepithel; diese könnten gelegentlich auch in ein Ejakulat hineingelangen.

Mit dem Namen „Sympexionkörper“ (Sympexions) hat ROBIN (Traité du microscope, Paris 1871, p. 577) rundliche oder rundlich-längliche „concrétions“ von wachsartiger Konsistenz bezeichnet, welche sich ziemlich reichlich im Sekrete der Samenblasen vorfinden und zuerst von VALENTIN gesehen wurden; sie scheinen mir Niederschlagsbildungen zu sein; Näheres ist darüber nicht bekannt. Die Litteratur s. bei M. FRÄNKEL (86a).

Die Spermakrystalle wurden von BÖTTCHER entdeckt und werden auch nach ihm als „BÖTTCHER'sche Krystalle“ bezeichnet. S. indessen w. u. Sie treten, wie bemerkt, erst bei Abkühlung und bei beginnender Eintrocknung im Samen auf. Fig. 5 zeigt einige der gewöhnlichsten Formen: Prismen in Doppelpyramidenform (*9*), Prismen mit Stutzflächen in langen und kurzen Stücken (*10*, *12*, *13*), Rosettenformen (*11*) und Drusen; sie gehören dem monoklinen System an, vergl. die getreuen Abbildungen bei FÜRBRINGER (89a). SCHREINER (232) wies nach, daß diese Krystalle das phosphorsaure Salz der von ihm entdeckten Base, des „Spermin“ (s. vorhin) darstellen. Man hat sie vielfach mit den ZENKER'schen Krystallen des leukämischen Blutes oder mit den zu diesen gehörenden CHARCOT-LEYDEN'schen Asthmakrystallen identifizieren wollen, neuerdings auch mit den LUBARSCH-REINKE'schen Hodenkrystallen, jedoch mit Unrecht; denn die Asthmakrystalle sind, abgesehen von chemischen Verschiedenheiten (Unlöslichkeit der Asthmakrystalle in Formol und in Alkalien), hexagonal, die Sperminkrystalle tetragonal. Vergl. hierzu außer FÜRBRINGER insbesondere noch TH. COHN (70), bei welchem sich auch die übrige, schon recht ansehnliche Litteratur findet.

Die größeren Formen der BÖTTCHER'schen Spermakrystalle sind bereits mit freiem Auge als glänzende Flitter zu erkennen. Dieselben sind leicht löslich in Säuren, wie in Alkalien und in Formol, schwer löslich in Wasser, unlöslich in Alkohol und Aether. Die von LUBARSCH (154, 155) entdeckten Krystalle finden sich in den Inhaltszellen der Hodenkanälchen in größeren und kleineren Formen, letztere insbesondere in den Spermatogonien. REINKE (223) entdeckte seine Krystalle oder „Krystalloide“ in den Zwischenzellen des Hodens. Beides sind normale Bildungen, jedoch läßt sich zur Zeit über sie noch nichts Genaueres angeben; sie sind viel kleiner als die BÖTTCHER'schen Krystalle.

Untersucht man ein frisches Ejakulat vom Menschen, so fallen zunächst durch ihre Menge und ihre lebhafte, durcheinander wimmelnde Bewegung die zahlreichen Spermien auf. Die Bewegung ist so rasch, daß man die Form der einzelnen Spermien kaum erkennen kann. Mit der Abkühlung und beginnenden Eintrocknung verlangsamt sich die Bewegung, und sieht man nun bei starker Vergrößerung, wie sie der Fig. 5 entspricht, die Spermien genauer. Die abgestorbenen liegen gestreckt (*4*) oder in Schlingen- oder Oesenbildung ihres Schwanzstückes (*5*, *5*); wieder andere bewegen sich bei undulierender Form des Schwanzes im Gesichtsfelde nach verschiedenen Richtungen mit

den Köpfen voran. An einzelnen bemerkt man noch, meist in der Nähe des Kopfes, protoplasmatische Anhänge in Gestalt von rundlichen Klümpchen (*3*). Dann treten auch die übrigen Bestandteile des Sperma deutlicher hervor und die Krystalle beginnen anzuschießen. Nicht allemal findet man das zusammen, was Fig. 5 zeigt; auch ist die Zahl der gezeichneten Spermien geringer, als man sie gewöhnlich in einem Gesichtsfelde beisammen trifft.

Kurz sollen nun noch im Nachfolgenden die einzelnen Produkte der bei der Bereitung des Sperma mitwirkenden Drüsen charakterisiert werden.

Hodensekret. In den Tubulis contortis werden die Spermien gebildet (s. w. u.), dabei eine zähe eiweißhaltige Flüssigkeit in geringer Menge [v. Mihalkovics (M. 2833)]. Man kann sagen, daß diese Flüssigkeit wohl nur zur Erleichterung der Fortbewegung der Spermien dienen möge. Ueber die in den Hodenkanälchen und in den interstitiellen Hodenzellen vorkommenden Krystallbildungen ist bereits vorhin im Anschlusse an die Böttcher'schen Krystalle kurz berichtet worden.

Nebenhodensekret. v. Mihalkovics (M. 2833) hat bereits die Vermutung geäußert, daß in den Nebenhodenkanälchen ein sekretorischer Apparat gegeben sei. Genauere Begründung haben dafür neuerdings Schaffer, Hammar (106), Henry (112, 113) und Aigner (1) durch den Nachweis von besonders angeordneten Zellengruppen und von Sekretkörpern innerhalb dieser Gruppen und in vereinzelten Epithelzellen der Nebenhodenkanälchen geliefert. Der Inhalt dieser Kanälchen, sowie der des Ductus deferens besteht aber bei geschlechtsthätigen Individuen zum größten Teile aus Spermien und erscheint wie eine dickliche, etwas glänzend schillernde, gelblich weiße Masse, sobald er in reichlicher Menge angehäuft ist.

Mit der Ampulle des Ductus deferens und den Samenblasen ist ein sekretorischer Apparat von größerer Bedeutung gegeben. Das Sekret beider Teile des männlichen Geschlechtsweges ist, soweit wir wissen, dasselbe; es ist eine im frischen Zustande ziemlich klare, gelatinöse Masse, äußerlich etwa wie gequollene Sagokörner oder Froschlaich beschaffen. In der Leiche findet man den Inhalt meist dicklich verflüssigt und trübe, vielfach von bräunlicher Färbung, welche von der Zumischung bräunlichen Pigmentes aus zerfallenen Zellen des Epithels herrührt. Man hat von besonderen Drüsen in der Wand der Samenblasen gesprochen, welche vorzugsweise das Sekret liefern sollten; neuere Untersuchungen M. Fränkel's (86a) haben dies jedoch nicht bestätigen können.

Fürbringer giebt an, daß das Sekret der Samenblasen vorzugsweise aus einer Art Globulin bestehe. Es giebt dem frisch ejakulierten Sperma vorzugsweise seine gelatinöse Beschaffenheit. Einfache Behälter, Receptacula seminis, worauf der Name schließen lassen könnte, sind die Samenblasen nicht; ihre Hauptfunktion ist die Absonderung des eben geschilderten Sekretes. Ueber die Bedeutung desselben s. w. u.

In den Samenblasen geschlechtsreifer Menschen finden sich auch meist Spermien in reichlicher Zahl. Vgl. die Dissertation von Kayser (126a).

In den sehr großen Samenblasen mancher Nagetiere — Ratten, Mäuse, Meerschweinchen — sind Spermien nach Kayser für gewöhnlich sehr selten zu treffen, ebenso in der kleineren Samenblase der Kaninchen. Brachte man aber ein Kaninchen-Männchen für mehrere Stunden in die

Nähe eines brünstigen Weibchens, beide Tiere jedoch durch ein Gitter getrennt, so daß eine Kopulation unmöglich war, so zeigten sich beim Männchen eine große Menge von lebhaft sich bewegenden Spermien in der Samenblase. Wir nahmen seiner Zeit das WEBER'sche Organ als Samenblase, was ja nach PALLIN (187 a) z. T. berechtigt ist. Dies Experiment hat ein zweifaches Interesse. Einmal spricht es dafür, daß, wahrscheinlich infolge der erregten Geschlechtslust, Hodeninhalt in den Samenwegen vorwärtsbewegt wird, ohne daß es zur Ejakulation kommt und dann, daß derselbe in den Samenblasen aufgespeichert wird.

Das Prostatasekret, welches neuerdings insbesondere von P. FÜRBRINGER (88—89a) studiert wurde, hat eine trübweißliche Färbung und erscheint ähnlich einer ziemlich dünnflüssigen, milchigen Emulsion; seine Reaktion, frisch aus der Prostata gewonnen, ist zumeist eine schwach saure. Das Sekret besteht aus einer Aufschwemmung der lecithoiden Körperchen (FÜRBRINGER) in einer eiweißreichen Flüssigkeit, welche hauptsächlich den von POSNER nachgewiesenen albumoseartigen Körper in Lösung enthält. Auch der charakteristische Spermageruch haftet am Prostatasekret und zwar an dem Spermin, welches, wie FÜRBRINGER nachwies, aus dem Prostatasekrete stammt, während Hoden- Nebenhoden- und Samenblasensekret, sowie das Sekret der COWPER'schen Drüsen geruchlos sind.

Die zur Bildung der BÖTTCHER'schen Krystalle nötige Phosphorsäure ist in den Sekretstoffen der übrigen Samenwege enthalten und wird nicht vom Succus prostaticus geliefert. Man kann (FÜRBRINGER) durch Zusatz von Ammoniumphosphat zu reinem Prostatasekret alsbald die BÖTTCHER'schen Krystalle erzeugen.

Das Sekret der COWPER'schen Drüsen ist ein völlig klares, ungemein zähes, so daß es in fußlange Fäden ausgezogen werden kann; es besteht fast ganz aus reinem Schleimstoff (epithelialem Mucin).

Das Sekret dieser Drüsen, sowie vielleicht auch das der LITTRE'schen Drüsen der Harnröhre liefert augenscheinlich die spärliche schleimige Feuchtigkeit, welche bei geschlechtlicher Erregung sich in der Fossa navicularis der Harnröhre ansammelt und selbst in Tröpfchenform aus deren Mündung hervortreten kann. Wenn Spermien darin gefunden werden, so beweist das nicht, daß diese unmittelbar im Anschlusse an die stattfindende Erregung frisch aus den eigentlichen Samenwegen (Ductus deferens und Nebenhoden) hinaufgewandert sind; Spermien können sich nach stattgehabter Ejakulation noch Tage lang in der Harnröhre aufhalten und beweglich bleiben; sie gelangen auch durch ihre Eigenbewegungen bis in die Harnblase hinein.

Um die wichtigeren chemischen und physikalischen Daten im Zusammenhange zu geben, schließe ich hier alsbald die Hauptergebnisse der chemischen Untersuchung der Spermien an. Wir verdanken dieselben vornehmlich FR. MIESCHER (173) und A. KOSSEL und dessen Schülern (131 u. 132).

MIESCHER stellte zuerst aus den Kernen der Eiterzellen, später auch aus den Köpfen der Lachsspermien einen Stoff dar, den er und HOPPE-SEYLER mit dem Namen „Nuklein" belegten.

Die Nukleine gehören zur Gruppe der von HOPPE-SEYLER als „Proteide" bezeichneten Körper, welche wiederum mit den Albuminen (echten

Eiweißsubstanzen) und den Albuminoiden die große Abteilung der Proteinstoffe bilden. — Die Nukleine wurden alsbald in echte Nukleine und Paranukleine (KOSSEL) — Pseudonukleine (HAMMARSTEN) — geschieden. Die echten Nukleine umfassen die Nukleinsäuren (ALTMANN) und deren Verbindungen mit Eiweißstoffen; sie geben als Spaltungsprodukte die Nukleinbasen (Basen der Harnsäuregruppe, Xanthinbasen, Purinbasen E. FISCHER); die Paranukleine geben keine Nukleinbasen. Sämtliche Nukleine wie Paranukleine sind reich an Phosphor.

Das von MIESCHER in den Köpfen der Lachsspermien nachgewiesene Nuklein ist Thymo-Nukleinsäure in Verbindung mit einem basischen Eiweißkörper, dem ebenfalls von MIESCHER entdeckten Protamin. Die Köpfe der Lachsspermien enthalten 96,06 Proz. neutrales nukleinsaures Protamin, d. i. 60,5 Proz. Nukleinsäure und 35,56 Proz. Protamin. Aehnlich fand MATHEWS (131_3) die Zusammensetzung der Spermienköpfe vom Hering. Die Thymonukleinsäure aus Lachsspermien hat nach MIESCHER und SCHMIEDEBERG die Formel $C_{40}H_{54}N_{14}P_4O_{27}$.

In den Schwänzen der Lachsspermien fanden sich (MIESCHER) 41,9 Proz. Eiweiß, 31,83 Proz. Lecithin und 26,27 Proz. Fette und Cholesterin. Sehr beachtenswert ist, daß nach den Untersuchungen A. KOSSEL's und seiner Schüler in den Spermien anderer Tierarten kein Protamin, sondern andere Eiweißbasen mit der Nukleinsäure verbunden vorkommen, so beim Stör das Sturin, bei dem Seeigelgenus Arbacia das Arbacin; ebenso verhält es sich mit den Spermien des Stieres und des Ebers, denen gleichfalls das Protamin abgeht.

Die Spermien sind im allgemeinen gegen physikalische und chemische Agentien sehr resistent; sie widerstehen einigermaßen konzentrierten Säuren und auch heißer Sodalösung, werden dagegen in heißem Aetzkali schnell gelöst. Sie werden durch Macerieren oder durch Fäulnis nur zum Teil verändert, die Köpfe quellen aber in Kochsalzlösung stark auf (vgl. hierzu BALLOWITZ, 5). Nach dem Eintrocknen lassen sie sich, wie bemerkt — am besten in 1-proz. Kochsalzlösung oder in Ammoniakwasser — selbst nach längerer Zeit wieder aufweichen, so daß sie gut mit dem Mikroskope erkannt werden können. Glüht man sie vorsichtig auf dem Objektglase, so bleiben die veraschten Spermien in ihrer Form erhalten.

Man hat sich, namentlich in forensischem Interesse, bemüht, sichere Reaktionen auf Sperma zu erhalten. Das Sicherste bleibt immer der Nachweis von Spermien; auch das Auffinden der BÖTTCHER'schen Krystalle ist von diagnostischem Wert. Neuerdings hat FLORENCE (83, 84) angegeben, daß, wenn man eine starke Jodjodkalilösung (1,65 g J+2,54 g KJ auf 30 g Wasser), was ungefähr einer Lösung von Kaliumtrijodid (KJ_3) entspricht, auf dem Objektträger zu einem Tropfen des wässerigen Auszuges eines Spermafleckes setze, in kürzester Frist braun gefärbte mikroskopische Krystalle auftreten. Diese Krystalle ähneln den bekannten TEICHMANN'schen Häminkrystallen und stellen wie diese rhombische Täfelchen dar. FLORENCE selbst giebt schon an, daß diese Reaktion nur einen beschränkten Wert habe, da noch andere, und zwar basische Stoffe dasselbe Verhalten zeigen. POSNER und VERTUN (252) haben nun dargethan, daß zahlreiche basische Körper der Cholingruppe und der Puringruppe sowie das SCHREINER'sche Spermin positive Reaktion geben, und

daß ferner, wie auch GONÇALVEZ CRUZ zeigte, insbesondere Zumischung von Blut, Eiter, dann auch starke Verdünnung mit Wasser oder Harn, die Reaktion aufheben kann. Es darf also weder aus ihrem Fehlen, noch aus ihrem Auftreten ein sicherer Schluß gezogen werden; höchstens mag, wie das bereits auch FLORENCE betont, ein positives Ergebnis zu weiterem Nachsuchen nach Spermatozoen Anlaß geben.

β) Die Spermien.

Schon vorhin schilderten wir in Kürze das Verhalten der menschlichen Spermien im frischen Ejakulate; wir haben nunmehr auf den Bau der Spermien genauer einzugehen. Zunächst beschreiben wir an einer schematischen Figur (Fig. 6) die sämtlichen Teile, welche man bisher an einem Tierspermium hat nachweisen können, mit anderen Worten also das komplizierteste Bild, welches ein Spermium nach unserer jetzigen Kenntnis darbieten kann, und besprechen dann diese Teile im allgemeinen genauer, endlich im besonderen die Spermien der einzelnen Wirbeltierklassen. Anhangsweise finden auch die Spermien der Evertebraten und der Pflanzen kurze Berücksichtigung.

Es folgt dann die Darstellung der Spermiogenese. Einige physiologische Daten und Daten allgemeinerer Beziehung, Technik und Geschichte der Spermiologie bilden den Schluß des II. Abschnittes.

1. Kurze Uebersicht des Baues der Spermien; Teile derselben; Nomenklatur.

Wir unterscheiden an jedem Wirbeltier-Spermium — s. Fig. 6. — den Kopf *Cp.* = Caput, den Hals *Cl.* = Collum und den Schwanz *Cd.* = Cauda. (Zu den Figurenbezeichnungen wählen wir die abgekürzten lateinischen Namen.) Am Kopfe muß ein Vorderstück *P.a.* Pars anterior, von einem Hinterstücke *P.p.*, Pars posterior, unterschieden werden. Am Vorderstücke haben wir zumeist nach vorn das Perforatorium *Pf.*, welches verschieden ausgebildet sein kann: als Spitze in der Form des von RETZIUS sogenannten Spießes, zu dem mitunter ein Widerhaken (Hamulus = *Ham.* in der Figur) tritt, oder als ein mehr beilförmig schneidendes, oder selbst knopfförmiges Gebilde, s. w. u. Das Perforatorium setzt sich oft mit einer kleinen Verdickung (*a*) gegen den Rest des Vorderstückes ab. — Das Hinterstück des Kopfes ist sehr verschieden gestaltet; in der Fig. 6 ist es (rein schematisch) pfriemenförmig gehalten.

Der Hals ist meist nur ein sehr kurzer Abschnitt des Spermium. Ist das nächstfolgende Stück des Schwanzes stark ausgebildet, so erscheint der Hals wie ein deutlicher Einschnitt, fast wie eine Lücke. Man erkennt an ihm ein oder mehrere kleine dunkle Körperchen, *c. a.*, die vom Centrosoma der Spermiumbildungszelle abstammen, öfters feine Fäden, welche diese Körper mit dem Schwanze verbinden, und eine helle Zwischensubstanz. Näheres weiter unten.

Am Schwanze unterscheiden wir drei, mitunter auch vier Abschnitte: Zuvörderst, unmittelbar auf den Hals, folgt das Verbindungsstück *P.c.* Pars conjunctionis; dasselbe führt ein dickeres oder dünneres „Achsenstück“, „Achsenfaden“ oder „Hauptfaden“ — *Filum principale* — (in der Figur nicht bezeichnet), dazu eine Hüll-

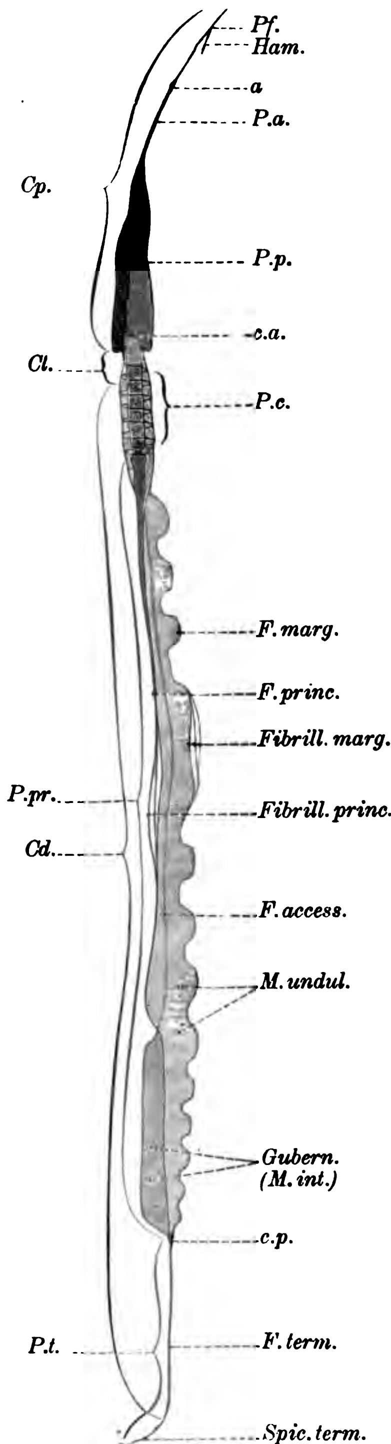


Fig. 6.

substanz, in welcher häufig eine Spiralbildung als Faden (*F. spir.* = Filum spirale) oder als Saum erkennbar ist. Dieser Hauptfaden setzt sich in den Hauptfaden des zweiten Abschnittes, des Hauptstückes des Schwanzes *P. pr.* (Pars principalis), fort; mitunter ist, wie hier in der Figur angegeben, eine Art Absatz zwischen beiden Stücken vorhanden. Am Hauptstücke des Schwanzes können nun bei manchen Spermienarten noch mehrere Fäden, der Randfaden, *F. marg.* (Filum marginale) und der Nebenfaden, *F. access.* (Filum accessorium) auftreten. Der erstere, in der Figur rot gezeichnet, liegt am Rande einer undulierenden Membran, der Wellenmembran, *M. undul.* (Membrana undulatoria), der Nebenfaden (blau gehalten) gegenüber dieser Membran; in Fig. 6 liegt der Nebenfaden scheinbar in derselben. Kurz vor dem Ende des Hauptstückes, *c. p.*, hebt sich auf der Nebenfadenseite oft eine besondere membranöse Bildung, das Steuer oder die Steuermembran (Ballowitz), *Gubern.*, (Gubernaculum) aus dem Schwanze heraus, um dann plötzlich, ebenso wie der Nebenfaden, zu enden. Das Gubernaculum ist nur ein besonders deutlich hervortretender Teil einer meist zwischen Haupt- und Nebenfaden befindlichen feinen Membran, der Zwischenmembran, Membrana intermedia (M. int.) — Fig. 6 B —. Der Hauptfaden wie der Randfaden lassen sich, wie insbesondere Ballowitz (5—8) gezeigt hat, in eine Anzahl feinster Elementarfibrillen zerlegen, *Fibrill. princ.* und *Fibrill. marg.* (Fibrillae principales und Fibrillae marginales) in der Figur, wo dies an je einer Stelle angedeutet ist.

Das dritte Stück des Schwanzes ist das Endstück, *P. t.* (Pars terminalis). Dasselbe ist vielfach

Fig. 6 *A*. Spermium von Amphiuma means nach Mc GREGOR (157). *Pf*. Perforatorium. *a* verdickte Stelle; dahinter eine hellere Partie *b*. *Cp* Caput (Kopf), *P. c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück), alias „Mittelstück". *1* bedeutet dasselbe, *2* eine dünne hellere Partie, welche das Stück *1* (Mittelstück Aut.) mit dem rundlichen dunklen Stücke *3* verbindet (vgl. Text). a_1 Stelle, durch welche der Querschnitt a_1 (Fig. 6 *B*) gelegt wurde; b_1 die Stelle des Querschnittes b_1 der Fig. 6 *B*; *e* die Stelle des Querschnittes *e* (Fig. 6*B*).

Fig. 6 *B*. a_1 b_1 *c d e* fünf Querschnittsbilder des Schwanzes, welche proximodistalwärts einander folgen; a_1 unmittelbar am Mittelstück *e*, nahe dem Ende gelegen. *F.pr.* Filum principale (Hauptfaden oder Achsenfaden) erscheint wie ein dünner Halbring. *F.acc.* Filum accessorium (Nebenfaden), *F. marg.* Filum marginale (Randfaden). *M.und.* Membrana undulatoria. *Inv.* Involucrum (Hülle), welche in a_1 und b_1 den Achsenfaden und den Nebenfaden umgiebt. *M. int.* Membrana intermedia. Vergr. beim Spermium in der Totalansicht: ZEISS, Apochromat 2,0 mm, Apert. 1,30, mit Kompensationsokular No. 6, Tubus 160 mm.

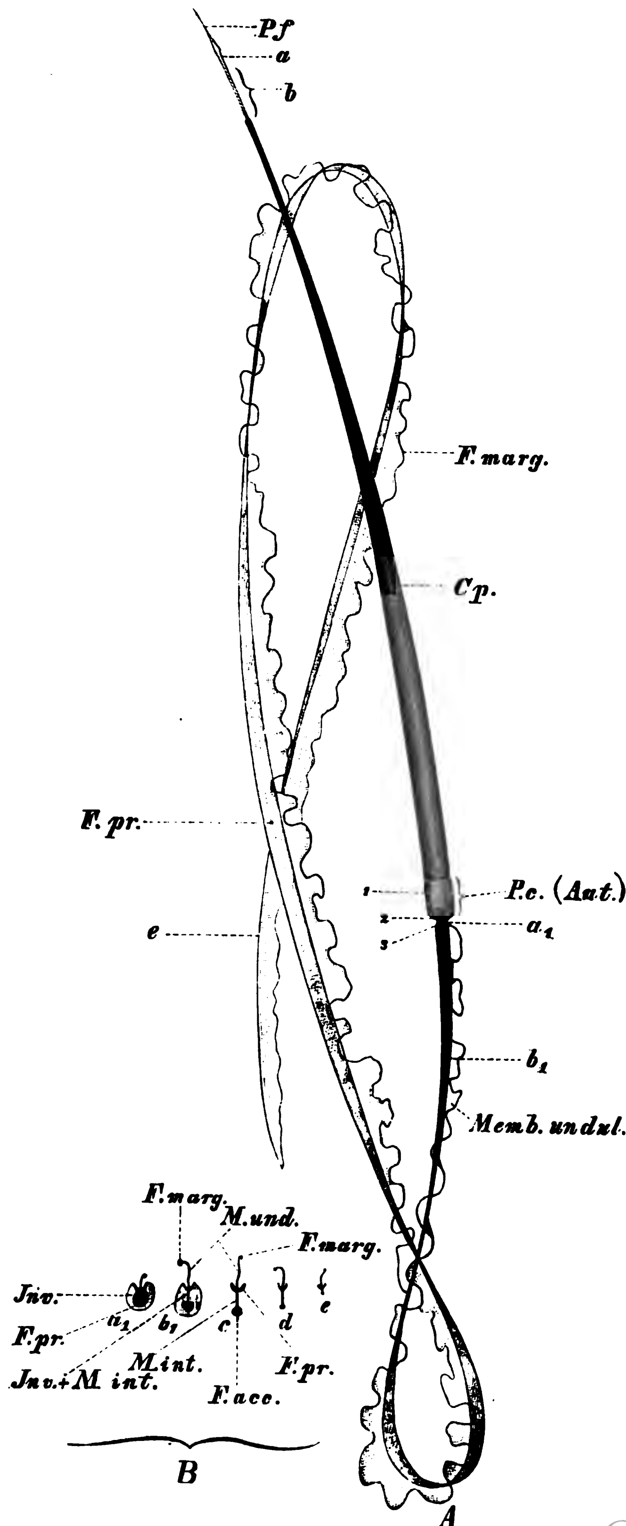


Fig. 6 *A* und 6 *B*.

deutlich vom Hauptstücke abgesetzt, bei *c.p.* in Fig. 6, und enthält die Fortsetzung des Hauptfadens; es läßt, wie es scheint, zuweilen noch eine feinste Hülle erkennen, denn bei Siredon ragt noch ein weit feineres Ende, der Endspieß, *Spic. term.* (Spiculum terminale), daraus hervor (R. Fick 363). Die meisten dieser Einzelheiten zeigen uns die Urodelenspermien; einige sind überhaupt bis jetzt nur bei Siredon beobachtet worden; sie sind hier in der Art des von Böhm und Davidoff gegebenen Schemas (47a, S. 247) mit einigen Abänderungen auf Grund der Angaben von Ballowitz und R. Fick in einer Figur zusammengestellt worden.

Man wolle zu dieser schematischen Figur 6 noch die nächstfolgenden, 6A und 6B, und die Figuren 10 (deutliches Perforatorium und Spiralfaden), 13 (Endstück des Schwanzes), 18 (Fibrillen), 25 (beide Centrosomen), 27 und 28 (die Teile des Kopfes und die Spirale) sowie Figg. 36A und 40 (Hals mit Centrosomen, Hauptstück und Endstück) vergleichen, um den Beweis für das Vorhandensein aller in der Fig. 6 wiedergegebenen Teile auch an getreuen Abbildungen geführt zu sehen.

Was insbesondere die Figuren 6A und 6B betrifft, so lasse ich hier gleich deren Besprechung folgen, weil sie vor allem geeignet sind, einen großen Teil der schematisch vorgeführten Teile eines Spermium in klarer Weise an einem Naturpräparate zu veranschaulichen und die Anordnung und Beschaffenheit der verschiedenen vom Schwanze des Spermium beschriebenen Fäden und Membranen darzuthun.

Wir sehen vorn am Spermium von Amphiuma das ungemein fein auslaufende Perforatorium (Acrosoma v. Lenhossék, Spieß G. Retzius); bei *a* zeigt sich die auch im Schema Fig. 6 angegebene Verdickung. Das mit *b* bezeichnete blasse, auf *a* distalwärts folgende Stück könnte als Vorderstück des Kopfes bezeichnet werden; da es sich indessen [nach Mc Gregor (157)] aus demselben Stücke entwickelt, wie der vor *a* liegende Teil des Perforatorium, so muß es zu diesem gezogen werden. Der Hauptteil des Kopfes, *Cp*, ist bei Amphiuma von sehr erheblicher Länge und zeichnet sich durch eine, man könnte sagen, elegante Form aus. Das mit *1* und *P.c.* bezeichnete Stück nennt Mc Gregor in Uebereinstimmung mit den Autoren seit Schweigger-Seidel das Mittelstück; dieser Name ist mit dem bislang von mir gebrauchten „Verbindungstück" (Retzius) gleichbedeutend. Nun folgt eine kurze, dünne, eingeschnürte helle Stelle, *2*. Ich betrachte diese beiden Teile zusammen als dem „Halse" (Collum) der Fig. 6 entsprechend (s. weiter unten). Darauf folgt eine dunklere Partie von ungefähr derselben Größe wie *2*, mit welcher die Wellenmembran (Memb. undul.) beginnt. Es kommt nunmehr der Schwanz des Spermium, an dem, wenigstens in Fig. 6A, abgesehen von der Wellenmembran, keine weiteren Unterabteilungen mehr zu erkennen sind; dagegen lassen sich diese an den aufeinander folgenden Querschnitten des Spermium 6A erkennen, s. Fig. 6B.

Der Querschnitt a_1 ist, wie in Fig. 6A markiert ist, etwa durch die Stelle a_1 gelegt; b_1 entspricht wohl der Stelle b_1 im Bilde der Spermie; ferner ist dort auch die Querschnittsstelle für *e* angegeben; zwischen b_1 und *e* liegen die Schnittebenen für *c* und *d*. Da diese Ebenen im Original nicht näher angegeben sind, so muß meine Angabe nur als eine ungefähr stimmende angesehen werden. Bei a_1 (Fig. 6B) zeigt sich ein relativ dicker Achsenfaden (*f. pr.* = Filum principale, Hauptfaden), an

demselben nach oben (in der Figur) ein dünner, halbkreisförmig zusammengekrümmter Anhang, beides von einer dicken Hülle (*Inv.*) umgeben; aus der Rinne des Anhanges geht ein feiner Faden, der in ein kleines Knöpfchen endet, hervor. In b_1 hat sich der Anhang von dem bis dahin als Hauptfaden gedeuteten Teile getrennt, bleibt jedoch mit diesem — alles noch von der Hülle umgeben — durch einen feinen Faden (*M. int.*) verbunden. Weiterhin schwindet die Hülle (*c*, *d*, *e*); endlich, bei *e*, ist auch der untere scheinbare bisherige Hauptfaden im Schwinden begriffen. — Man hat die Querschnittsbilder meines Erachtens so zu deuten, daß in *F. acc.* der Nebenfaden gegeben ist, in *F. marg.* (Filum marginale) der Randfaden, der das freie Ende der Membrana undulatoria einnimmt, welche auf dem Querschnitt ja als feine Linie erscheinen muß. Der auf dem Durchschnitte als gekrümmtes Fädchen erscheinende Teil stellt das Filum principale dar, welches sich somit hier als ein halbröhrenförmiges Gebilde ausweist. Die mit *m. int.* (Membrana intermedia) bezeichnete Linie ist die Schnittlinie einer zweiten, zwischen Haupt- und Nebenfaden ausgespannten Membran; ich halte sie, wie S. 100 bemerkt, für das morphologische Aequivalent des von Ballowitz bei Siredon beschriebenen Gubernaculum (s. Fig. 6) und komme unter β 2 und β 3 noch darauf zurück.

2. Genauere Schilderung des Baues der Wirbeltierspermien.

a) **Kopf.** Am Kopfe der Wirbeltierspermien haben wir, abgesehen von den vorhin genannten Teilen, dem Vorderstücke, dem Hinterstücke und dem Perforatorium mit Spieß und Widerhaken, noch folgende Bildungen zu unterscheiden: die Kopfkappe, den Innenkörper, eine periphere und eine centrale Partie, die Querbänder und den Mikroporus.

Die Kopfkappe, Galea capitis m., bildet einen dünnen Ueberzug des Kopfes der Säugetierspermien, welcher am vorderen Kopfende am stärksten ist und hier mit dem Perforatorium zusammenhängt. Nach hinten verdünnt sich die Kappe bis aufs feinste, und ihre Grenze erscheint etwa am hinteren Drittel des Kopfes, namentlich an gefärbten Präparaten in Gestalt einer sehr feinen Linie (*Gal.* und *L. Gal.* in den Fig. 6 D, 36 und 36 A). Deutlich sieht man

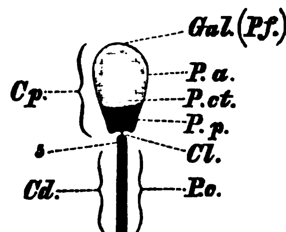


Fig. 6 *C.*

Fig. 6 *C.* Kopf, Hals und Anfangsteil des Schwanzes (Verbindungsstück) eines Spermium von Bos taurus nach Ballowitz (7 — Taf. XIV, Fig. 78). *Cp.* Caput (Kopf); *Cl.* Collum (Hals; *Cd.* Cauda (Schwanz); *Gal.* (*Pf.*) Galea capitis (Kopfkappe); das *Pf* soll andeuten, daß diese Kopfkappe mit dem Perforatorium im Zusammenhange steht. *P. a.* Pars anterior capitis (Vorderstück des Kopfes). *P. ct.* Pars centralis capitis (Innenkörper). *P. p.* Pars posterior capitis (Hinterstück des Kopfes). *P. c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück). *s* dunkles Knöpfchen am Vorderende von *P. c.*, Teil des Centrosoma posterius.

mitunter am vorderen Umfange des Kopfes einen dunkleren, mehr oder weniger scharf auftretenden Kontur, hinter dem eine hellere Strecke folgt (Fig. 6 C und 35); auch dies ist auf die Kopfkappe zu beziehen. Weiteres später bei Besprechung des Perforatorium.

Miescher (173), Valentin (248a), Jensen (121—121b) u. a., insbesondere neuerdings Ballowitz haben am Kopfe die verschiedenen, vorhin genannten Abschnitte beschrieben.

Den von Ballowitz erwähnten „Innenkörper“ zeigt Fig. 6 C als heller erscheinenden, bikonvex linsenförmigen oder halbmondförmigen Teil (*P. ct*) zwischen dem dunkleren Vorderstücke (nebst der Kopfkappe) und dem gleichfalls dunklen Hinterstücke. Ballowitz selbst (7, S. 279) giebt der Vermutung Raum, daß es sich hier nur um eine optische Erscheinung handle, bedingt durch die beiden dunkleren Grenzlinien der Kopfkappe und des Hinterstückes; mir scheint dies die richtige Deutung zu sein.

Die von Ballowitz so benannten beiden Abteilungen des Kopfes, das Vorderstück (*P. a.*, Pars anterior capitis) und das Hinterstück (*P. p.*, Pars posterior capitis) sind eine sehr wichtige, fast bei allen Wirbeltierspermien nachzuweisende Struktureigentümlichkeit und um so bemerkenswerter, als sie wahrscheinlich auf ein von Fr. Merkel entdecktes Verhalten des Kernes der Samenbildungszellen — s. w. u. Spermiogenese — zurückzuführen sind.

Diese beiden Abteilungen lassen sich durch verschiedene Färbemittel deutlich machen. Es liegen also wohl chemische Differenzen vor, über deren Bedeutung wir freilich noch nichts Näheres wissen. Frische Spermienköpfe, namentlich die von der dickeren, rundlichen Form, erscheinen unter dem Mikroskope stark glänzend, vorn meist mit einem dunklen Rande, der sich an den Seiten (Kopf von der Fläche gesehen) mehr oder weniger weit hinabzieht. Nach Färbungen, insbesondere mit Karmin, bleibt gewöhnlich das Vorderstück das hellere; das Hinterstück färbt sich in vielen Färbemitteln sehr stark. Bei den Spermien des Menschen ist dies sehr deutlich, u. s. w.

Von einer weiteren Differenz des Spermienkopfes berichtet zuerst Grohe (101a), später Miescher (173), denen Jensen (121), was das Wesentliche anlangt, zustimmt. Es soll, auch abgesehen von der Kopfkappe, wie dies Jensen ausdrücklich sagt, eine hellere Außenschicht (periphere Partie) von einer dunkleren Binnenmasse (centralen Partie) zu unterscheiden sein: Wandschicht und Inhalt Jensen. Diese Sonderung tritt aber nur bei Färbungen (Säurefuchsin und Goldchlorid) hervor. Miescher hat sie insbesondere bei den Spermien der Teleostier beschrieben, und Ballowitz (7) findet auch in seinen Beobachtungen Anhaltspunkte für eine solche Unterscheidung. Miescher geht aber in seinen Detailangaben noch weiter. In der Binnenmasse soll bei Teleostiern ein stäbchenförmiges Gebilde, das „Centralstäbchen“, eingebettet sein, welches sich von der Insertionsstelle des Schwanzes an durch den Kopf in etwa drei Vierteln seiner Länge erstreckt; dasselbe stehe durch einen feinen Kanal in der Rindenschicht, den Miescher als „Mikroporus“ bezeichnet, mit dem proximalen Ende des Schwanzes in Verbindung. Miescher will diese Bildungen auch für die Säugetiere nachgewiesen haben. Für die letzteren habe ich mich ebensowenig wie Ballowitz mit Sicherheit von diesen Differenzierungen überzeugen können, und auch für die Teleostier gewinnen dieselben durch die Ballowitzschen Untersuchungen ein anderes Licht. Wenn auch, wie es in Fig. 14 auf den ersten Blick erscheint, ein dunkles kleines Körperchen in der Mitte des Kopfes sichtbar ist, so ist diese Lage doch nur eine scheinbar centrale. Es zieht sich nämlich an den fast kugelrunden

Köpfen der Knochenfischspermien (Fig. 14 stellt eine Spermie von Perca fluviatilis dar) an einer Stelle eine meist längliche, rinnenförmige Delle entlang, ähnlich der Kerbe an einer Kaffeebohne, nur nicht so ausgedehnt. In dieser Delle, also seitlich am Kopfe, befindet sich der Ansatz des Halses, und zwar so, daß der Achsenfaden mit dem an seinem vorderen Ende befindlichen Endknöpfchen, welches entwickelungsgeschichtlich dem vorderen Centrosom (*c. a.*) entspricht, innerhalb der Delle in die Rindenschicht sich einsenkt.

Ballowitz spricht hier von einer „Oeffnung", durch welche das Endknöpfchen in die Rindenschicht des Kopfes eingelassen sei, und meint, daß man noch eine Art Kittsubstanz annehmen dürfe, welche das Knöpfchen an den Kopf befestige und den kleinen hellen Hof erzeuge, den man um das dunklere Knöpfchen herum wahrnimmt. Ich meine, daß es nicht nötig sei, von einer besonderen „Oeffnung" zu sprechen; es handelt sich wohl um eine kleine Vertiefung der Rindenschicht, in welcher das Knöpfchen steckt. Ist diese im Grunde einer seitlich sich am kugeligen Kopfe heraufziehenden Delle oder Rinne gelegen, und geht von da der Achsenfaden des Halses zum Verbindungsstücke, also seitlich auf einer gewissen Strecke entlang, bis zum distalen Kopfpole hin, wo er in das Verbindungsstück (*P. c.*) eintritt, dann muß bei der Ansicht des Kopfes von der Dellenseite oder von der Gegenseite der Delle her ein Bild wie in Fig. 14 erscheinen; es erklären sich auch so das Miescher'sche Centralstäbchen und der Mikroporus.

Die Querbänder des Kopfes erscheinen als 3—4 schmale dunkle Streifen desselben; sie wurden von Valentin (248a), der 4 unterschied, zuerst beschrieben; eine Abbildung derselben giebt auch W. Krause im I. Bande der von ihm bearbeiteten 3. Auflage des Handbuches der Anatomie seines Vaters C. Krause (p. 266, Fig. 155A). Sie sind sowohl an frischen Spermienköpfen vieler Säuger (Ursus, Lepus, Cavia u. a.), als auch an gefärbten Präparaten zu sehen und am genauesten von Ballowitz (9) studiert worden. Seinen Beobachtungen zufolge entsteht das vorderste dunkle und kleinste Querband durch eine an der betreffenden Stelle des Kopfes befindliche Vertiefung. Das nächstfolgende ist regelmäßig bogenförmig mit vorderer Konvexität, wie Ballowitz fand, und wird durch die hintere Grenzlinie der Kopfkappe und die vordere Begrenzung des Innenkörpers erzeugt. Das dritte Band ist der Ausdruck der Grenze zwischen Vorder- und Hinterstück des Kopfes, wie bereits v. Brunn, Renson und Fürst angenommen haben (Litteratur s. bei Ballowitz). Das hinterste Querband scheint darauf zu beruhen, daß, wie Färbungen erweisen, das Hinterstück des Kopfes wiederum aus zwei physikalisch und chemisch differenten Zonen besteht, deren Grenze sich in dem Bande ausdrückt.

Mit dem Namen „Perforatorium" belege ich einen Apparat, der sich am vorderen Ende des Kopfes der Spermien der meisten Tiere und auch bei denen des Menschen findet. Sein ganzer Aufbau und seine Lage am vorderen Kopfende, sowie die unmittelbare Beobachtung zeigen, daß er eine mechanische Bedeutung hat, nämlich als Bohrapparat oder Schneideapparat beim Eindringen der Spermien in die Eier zu wirken. Das Perforatorium ist, wie es scheint, immer zugespitzt oder zugeschärft (Mensch), so daß man Spitzenperforatorien und Schneideperforatorien unterscheiden kann; beide sind von be-

sonderer Festigkeit und Widerstandsfähigkeit. Die Spitzenperforatorien sind zuweilen (s. Fig. 6 und 6 A) mit einem Widerhaken versehen, der so gestellt ist, daß das über den Haken hinaus eingedrungene Perforatorium nicht wieder zurückgleiten kann, ohne daß der Haken abbricht. Als besonders feine Spitze, „pointe céphalique", hat sie G. Herrmann (M. 2565 — 1882) bei Selachiern beschrieben; G. Retzius (224) unterschied es unter dem Namen „Spieß", Ballowitz (7) als „Spitzenstück", Benda (29, 36, 37) als „Spitzenkörper".

Färberisch unterscheidet sich das Spitzenperforatorium fast stets von dem rückwärtig gelegenen Teile des Kopfes; frisch ist es meist nicht scharf zu sondern. Bei den Reptilien z. B. färbt es sich dunkler und bleibt dunkler beim Aufhellen der Färbung (Ballowitz). Eine Anzahl Reagentien, welche die übrigen Teile des Kopfes stark quellen machen, lassen das Perforatorium intakt, und es gelang Ballowitz auf diese Weise, durch Maceration am Perforatorium von Triton noch eine sich stärker färbende Mantelschicht von einem blasser bleibenden, besonders resistenten Innenkörper oder Innenfaden (Fig. 23) zu isolieren. Der Widerhaken gehört der Mantelschicht an. Sehr bemerkenswert ist bei einigen Species, Triton (wahrscheinlich auch die übrigen Urodelen) und Bombinator, die bereits von Retzius erkannte Verlängerung des Spießes auf den Hauptteil des Kopfes. Ballowitz und Ivar Broman haben dies, ersterer bei Triton, letzterer bei Bombinator, am genauesten beschrieben (vgl. Fig. 19 und 20). Bei Triton liegt dieser „Binnenteil" des Perforatoriums (Binnenspieß, wie ich ihn bezeichnen möchte) in der Rindenschicht des Kopfes, bei Bombinator in der Mitte des letzteren.

An der Zusammensetzung des Perforatoriums beteiligen sich, wie vor allem Benda (l. c.) erkannt hat — s. w. u. Spermiogenese — die Bestandteile des Idiozoms (Meves, „Sphäre" der Autoren), deren einer einen stärker tingierbaren Innenkörper liefert, der sich vorn am Kern befestigt, deren zweiter die Kopfkappe erzeugt. Die Kopfkappe überzieht nun diesen Innenkörper (den Spitzenknopf Merkel's, das Akrosom v. Lenhossék's, Hakenstäbchen Jensen's — bei der Ratte), anfangs weiter abstehend, später dicht anliegend. Das Akrosom ist sonach der Hauptbestandteil des Spitzenperforatoriums.

An der im allgemeinen spitzigen Form dieses Perforatoriums kommen allerlei Abweichungen und Varianten vor. So zeigt der Spieß bei Pelobates spiralige Drehung, wie der Kopf überhaupt; bei den Singvögeln setzt sich der dem Kopfe angehörige Spiralsaum auch auf den Spieß fort. Bei den anderen Vögeln erscheint er als kleines Knöpfchen, Spitzenknopf (s. Fig. 32), bei wieder anderen von der gewöhnlichen einfachen Spitzenform. Eine hakenförmige Umbiegung, die z. B. bei der Ratte sehr deutlich erscheint, ist sehr häufig.

Was die zweite Art der Perforatorien anlangt, die ich die schneidende nannte, so entwickelt sich diese aus dem vordersten Teile der Kopfkappe, welcher sich zuschärft und eine besonders große Resistenz anzunehmen scheint. Demnach muß dieser vordere Rand der Kopfkappe schneidend wirken. So liegen die Verhältnisse z. B. beim Menschen.

Ganz eigenartig ist die Form beim Meerschweinchen, wo das Perforatorium durch Meves neuerdings eine sehr eingehende Beschreibung erfahren hat (s. Fig. 36—37). Der Apparat ist besonders groß und erscheint wie ein hakenförmig gekrümmter Ansatz

am Kopfe bei der Kantenansicht des letzteren, von der Fläche gesehen einfach als etwas sich verschmälernder vorderer Kopfteil mit Kantenkrümmung (Fig. 37 *Pf.*). Wie der Kopf selbst, so ist auch das *Perforatorium* der Fläche noch gekrümmt, jedoch nach entgegengesetzter Richtung als der Kopf. Auf dem Durchschnitt (Fig. 37 *Pf.*) gewahrt man eine dunklere Rindenschicht und eine hellere Innenschicht — als „Spalt", wie es Meves thut, möchte ich diese hellere Lage nicht bezeichnen. Weiteres darüber s. bei der Spezialbeschreibung der Nagerspermien. Wir dürfen diese Perforationsform wohl zu den „schneidenden" zählen.

Die Größe des Perforatoriums ist gleichfalls sehr verschieden, von den kleinen Endknöpfchen der genannten Vögel, welche kaum zu messen sind, bis zu den langen, fadenförmigen Spießen der Urodelen oder den breiteren, löffelförmigen Bildungen von Cavia.

Bei den Teleostiern mit ihren kleinen kugeligen Köpfen scheint in der Regel kein Perforatorium vorhanden zu sein; ebenso vermisse ich es beim Amphioxus. Man kann versucht sein, das Fehlen bei den Teleostiern mit dem Vorhandensein einer Mikropyle am Ei — s. Abschnitt „Ei" — in Verbindung zu bringen; es bedarf dann wohl keines Perforatoriums.

b) **Hals.** Unter dem von Eimer eingeführten Namen „Hals" (Collum spermii) ist der unmittelbar auf den Kopf folgende Teil des Spermium zu verstehen, der bei manchen Spermienformen, z. B. bei den Chiropteren, deutlich in Gestalt einer Einschnürung sich markiert (Fig. 6 C und 35—38). In anderen Fällen, wie bei den Spermien des Menschen, ist nichts von einer derartigen Einschnürung, durch welche der Hals sich äußerlich als besonderer Abschnitt des Innenfadens kundgiebt, wahrzunehmen; in einer dritten Reihe von Spermien, z. B. von Bos taurus, ist diese Einschnürung nur unbedeutend — so tritt sie in den Abbildungen von Retzius (224) nicht hervor, während sie in Fig. 6 C (Ballowitz, 7) deutlich erscheint. Nichtsdestoweniger muß man auf Grund entwickelungsgeschichtlicher Daten einen „Hals" annehmen und kann ihn hiernach auch genau definieren. Es ist nach diesen Daten unter dem Spermienhalse diejenige, meist nur sehr kurze Strecke des Spermium zu verstehen, welche das vordere Centrosom und die zwischen diesem und dem hinteren Centrosom befindliche durchsichtige homogene Zwischenmasse samt den in manchen Fällen in dieser eingelagerten „Centrosomfäden" umfaßt. Für die Begründung dieser Erklärung muß auf den Abschnitt „Spermiogenese" (s. w. u.) verwiesen werden.

Man könnte noch das vordere Stück des hinteren Centrosoms hierherziehen; mir will es indessen richtiger erscheinen, das hintere Centrosom dem Verbindungsstücke des Schwanzes zuzuzählen, dem es dann vollständig mit seinen beiden Stücken, dem vorderen und dem hinteren, angehörte; s. w. u. „Verbindungsstück".

An der Hand der Figuren sei der Begriff des Spermienhalses weiter erläutert. In der schematischen Fig. 6 ist bei *ca* das kleine vordere Centrosom gezeichnet, dicht dahinter ein doppeltes Knöpfchen, entsprechend dem in 2 Stücke zerfallenen Vorderstücke des hinteren Centrosoms; zwischen den 3 Knöpfchen eine hellere Substanz, die Zwischensubstanz. In dieser liegen, wie es scheint, insbesondere bei den Säugetierspermien, noch einer oder mehrere feine Fäden,

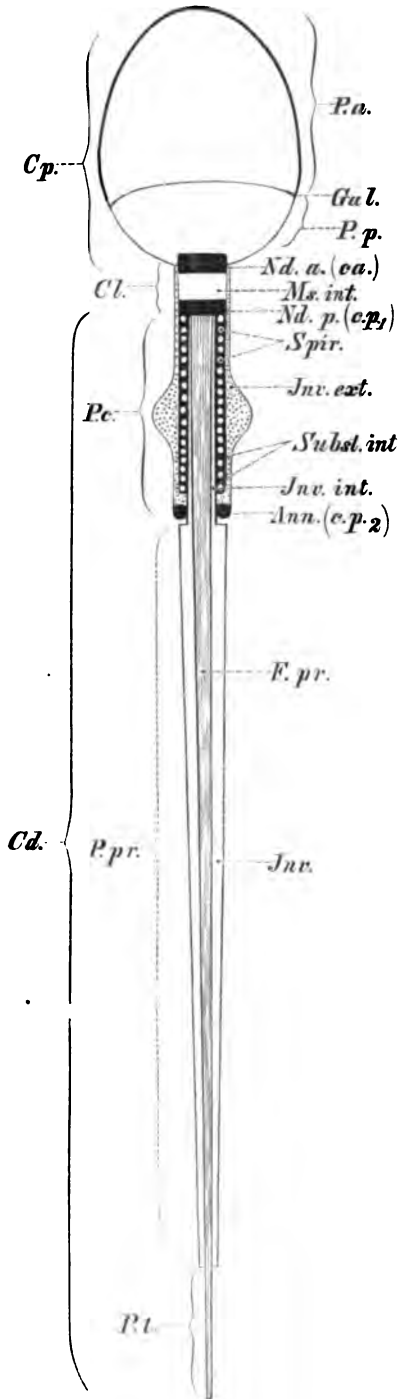


Fig. 6 *D*.

welche das vordere Centrosom mit dem Vorderstücke des hinteren Centrosoms verbinden (Fig. 36 A *Fc.*, Fig. 6 C *Cl.*).

In Fig. 6 A, dem Spermium von Amphiuma means, muß das mit *1* und auch mit *P. c.* (Aut.) bezeichnete Stück als der Hals angesehen werden, nicht als Verbindungsstück (Mittelstück), wie es von Mc Gregor und von den Autoren auch bei den sonstigen Figuren der Urodelenspermien stets bezeichnet worden ist; denn die Entwickelungsgeschichte läßt keinen Zweifel darüber zu, daß diese Partie (*1*) aus dem vorderen Centrosom und einer Zwischensubstanz hervorgeht. *2* ist höchst wahrscheinlich eine verbindende Zwischensubstanz zwischen *1* und *3*, einer dunklen rundlichen Masse, welche das vordere Stück des hinteren Centrosoms darstellt.

An der von Meves gegebenen schematischen Figur eines Säugetierspermium (Fig. 6 D) — vergl. auch das Schema vom Menschen (Fig. 43 B) — besteht der Hals aus den beiden Stücken ***Nd. a.*** (***ca.***) = Noduli anteriores (Centrosoma anterius) und ***Ms. int.*** = Massa intermedia. ***Nd. p.*** ($c.p_1$)= Noduli posteriores (Centrosoma posterius $_1$) stellt

Fig. 6 *D*. Schema eines Meerschweinchenspermium nach Meves (171 — Textfigur c, S. 360). *Cp.* Caput (Kopf); *Cl.* Collum (Hals); *Cd.* Cauda (Schwanz). *P. a.* Pars anterior capitis (Vorderstück des Kopfes). *Gal.* Galea capitis (Kopfkappe, Rand derselben). *P. p.* Pars posterior capitis (Hinterstück des Kopfes). *Nd. a.* (*c. a.*) Noduli anteriores (Centrosoma anterius), vordere (Hals-)Knöpfchen. *Ms. int.* Massa intermedia (Zwischenmasse des Halses). *Nd. p.* ($c.p_1$) Noduli posteriores (Centrosoma posterius I, hintere Knöpfchen). *P. c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück des Schwanzes). *Spir.* Filum spirale (Spiralfaden). *Subst. int.* Substantia intermedia (Zwischensubstanz). *Ann.* ($c.p_2$) Annulus, Ring (Centrosoma posterius II); *P. pr.* Pars principalis (Hauptstück des Schwanzes). *F. pr.* Filum principale (Hauptfaden, Achsenfaden). *Inv.* Involucrum (Hülle des Hauptfadens). *P. t.* Pars terminalis (Endstück des Schwanzes).

den vorderen Teil des hinteren Centrosoms dar. Die Centrosomfäden sind hier nicht gezeichnet, ebenso wenig die einzelnen Knöpfchen, in welche die Stücke *Nd.a.* und *Nd.p.* zerlegt sind. Man wolle für dieses die nach MEVES kopierten Figg. 36, 36 A und 36 B vom Meerschweinchen und die dazu gegebene Erklärung vergleichen. Bei diesem Tier erkennt man die Centrosomfäden, die sich an kleinen Knöpfchen, Noduli, in die die Centrosomen häufig zerfallen, befestigen.

EIMER (M. 2612) und BALLOWITZ (7) nahmen an, daß der Hals stets vom Achsenfaden durchsetzt sei, der sich, oft mit einem deutlichen Endknöpfchen versehen, an den hinteren Kernpol inseriere. BALLOWITZ hat schon bei mehreren Säugetieren doppelte oder dreifache Fäden nachgewiesen; da er aber (s. w. u.) dargethan hatte, daß der Achsenfaden aus mehreren Fibrillen bestehe, so war die Deutung, daß diese mehrfachen Fäden in der That den Achsenfaden repräsentierten, sehr wohl zulässig. JENSEN zeigte dann (121 b), daß bei anderen Säugetieren, z. B. bei der Ratte, keinerlei Fäden im Halse zu finden seien, sondern nur eine geringe Menge Zwischensubstanz in schmaler Schicht, durch welche das vordere Centrosom mit dem Vorderstücke des hinteren Centrosoms verbunden wird. — MEVES hat schließlich die Sache geklärt, indem er nachwies, daß, wenn Fäden vorhanden sind, sie Bildungen sui generis seien, die die einzelnen Centrosomstücke miteinander verbinden. Ich habe deshalb den Namen „Centrosomfäden" dafür gewählt.

Es ist nicht unwichtig, den Hals als besonderen Teil des Spermium zu unterscheiden, einmal wegen seiner morphologischen Stellung als an das vordere Centrosom geknüpften Teiles, dann in Bezug auf seine physiologische Bedeutung, welche wahrscheinlich nach zwei Richtungen hin gesucht werden muß. Der Hals ist zweifellos als eine Art Gelenkstelle anzusehen, in welcher der Kopf gegen den Schwanz und umgekehrt ziemlich beträchtliche Biegungen auszuführen vermag (vgl. BALLOWITZ 7), die sicherlich nicht gleichgiltig für den Einbohrungs- oder Einschneidungsvorgang bei der Kopulation zwischen Ei und Spermium sind. Noch wichtiger erscheint vielleicht der Umstand, daß infolge der eigentümlichen, man muß sagen „lockeren" Befestigung der Geißel am Kopfe in dem Halsstücke, hier Kopf und Schwanz leicht voneinander getrennt werden können oder der Schwanz auch vom Halse. Es liegt ja hier nur die weiche Zwischenmasse, und, sind Centrosomfäden vorhanden, so sind diese doch sehr dünn und wohl leicht zerreißlich.

Wie das vordere Centrosom mit der Substanz des Kopfes verbunden ist, darüber wissen wir nichts Genaueres. BALLOWITZ (7) nimmt eine Kittsubstanz an; nachweisen kann man aber eine solche, die nur in minimaler Masse vorhanden sein dürfte, nicht. Eine leichte Abtrennbarkeit des Kopfes vom Schwanze ist aber erforderlich, wenn allein der Kopf des Samenfadens — s. Kap. Befruchtung — als männliche Kernmasse (Spermakern) mit dem Eikern sich verbinden soll; ebenso eine Abtrennung des Schwanzes vom Halse, wenn etwa das in letzterem befindliche Centrosom, das proximale (vordere), dem befruchteten Ei das Centrosom zu liefern hat. Man sieht ja auch thatsächlich (A. BÖHM 47 und R. FICK 363) alsbald nach dem Eindringen eines Spermium in die Eizelle den Kopf vom Schwanze in der Halsgegend sich trennen; das Halsstück selbst wird hier zu einer strahligen

Sphäre, in der freilich ein Centrosom von Fick beim Axolotl nicht gefunden wurde[1]). Möglich, daß der Hals auch bei der merkwürdigen, von Fick und Michaelis („Die Befruchtung des Tritoneneies", Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLVIII, 1897, p. 523) beobachteten Drehung der Spermienköpfe so, daß das Halsstück zum Eikern sich wendet, in Betracht kommt.

Wenn man mit den bisherigen Autoren den von mir bei Amphiuma als „Hals" bezeichneten Teil „Mittelstück" nennt, so muß man — s. die nähere Begründung bei dem Abschnitte „Spermiogenese" — mit Meves (169) sagen, daß das Mittelstück der Urodelen, und es gilt dies auch für die Selachier u. a., dem Mittelstücke (Verbindungsstücke) der Säugetiere nicht homolog sei, denn, wie wir sehen werden, besteht eine in wesentlichen Dingen abweichende Entwickelung. Ich ziehe es aber vor, um entwickelungsgeschichtlich auf gleiche Weise entstandene Dinge auch mit gleichen Namen zu belegen, das Mittelstück der Autoren bei den Urodelenspermien mit der Bezeichnung „Hals" zu versehen. Wie sich später herausstellen wird, wechselt der Hals oder das „Halsstück", wie man auch sagen könnte, bei den einzelnen Tierfamilien beträchtlich in Form und Größe ab; das sind aber ja nur unwesentliche Dinge.

Schon Jensen und F. Hermann (Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausgegeben von Merkel und Bonnet, für 1892, p. 213) haben darauf aufmerksam gemacht, daß keine Homologie zwischen dem Verbindungsstücke (Mittelstücke) der Urodelen und dem der Säugetiere, Vögel und Reptilien bestehe. Jensen (M. 2615) schließt das aus dem Umstande, daß man in dem sog. Mittelstücke der Urodelen keinen Achsenfaden nachweisen könne. Ballowitz (5, III) hat zwar auch hier nach Macerationen einen axialen Teil von einem sich unregelmäßig abbröckelnden Mantelstücke trennen können und will deshalb dem Jensenschen Schlusse nicht beipflichten; indessen erkennt er sehr wohl Differenzen an, welche zwischen den Urodelen und den übrigen Klassen bestehen, indem er den Achsenfaden des Mittelstückes von einem „eigentlichen Achsenfaden" unterscheidet und hervorhebt, daß dieser eigentliche Achsenfaden des Hauptstückes von dem des Verbindungsstückes durch ein Endknöpfchen getrennt sei.

Bei den Urodelenspermien ist noch einer Eigentümlichkeit des Halsstückes zu gedenken, nämlich der, daß das vordere Ende des letzteren in einer entsprechend ausgehöhlten Konkavität des hinteren Kopfendes steckt, s. Fig. 6 (Retzius, 224; Leydig, 146; Ballowitz 5, III). Letzterer zeigte dazu, daß von dem vorderen Ende des Halsstückes bei Triton noch ein kleiner Zapfen sich tiefer in den Kopf hinein erstreckt (l. c. Taf. XII, Fig. 56). Dasselbe fand R. Fick bei Siredon (363, Taf. XXVIII, Fig. 22), wo der Zapfen mit *St.* „Stachel" bezeichnet ist. Auch Fick unterscheidet an dem Halsstücke eine dünne Mantelschicht von einem soliden, stäbchenförmigen „Kernstücke". Den Ausdruck „Achsenfaden"

1) Centrosomen wurden aber von Sobotta bei der Maus und Forelle festgestellt (vgl. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausgeg. von Merkel u. Bonnet, Bd. V, Bericht für 1895. Wiesbaden 1896). Für Wirbellose (bei Physa) desgl. von v. Kostanecki (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLVII). Nach den klaren Ergebnissen von Meves (171, p. 384) indessen kann man nur behaupten, daß das in der Eizelle auftretende erste Furchungscentrosom sich in seiner Substanz von dem Centrosom der Spermatide herleite, nicht, daß es mit ihm identisch sei (s. sp.).

gebraucht er nicht, da er besonders betont, daß der Achsenfaden des Hauptstückes sich vollständig von dem Halsstücke abgliedere — s. die angezogene Fig. 22. — Die Wellenmembran erstreckt sich, wie BALLOWITZ und R. FICK übereinstimmend angeben, nicht auf das Halsstück hinauf; sie beginnt vielmehr erst an dessen hinterem Ende.

R. FICK gebraucht ebenfalls (l. c. p. 556) den Namen „Hals", indem er sagt: „MALBRANC (158a), der zuerst beim Axolotl das Zwischenstück zwischen Kopf und „Hals" fand, nannte es „Schaltstück". Was aber FICK hier mit dem Namen „Hals" meint, erklärt er nicht; augenscheinlich versteht er darunter die Abgliederung dieses seines Zwischenstückes gegen den Schwanz, obwohl er bald darauf fortfährt, er wolle die RETZIUS'sche Bezeichnungsweise, die ja auch BALLOWITZ konsequent durchführt, beibehalten, wenngleich der Kürze des Ausdruckes wegen auch die Bezeichnung „Hals" ganz zweckmäßig wäre, die für die Axolotlspermatozoen auch sonst nicht unpassend erscheine. Hier ist offenbar die Bezeichnung „Hals" jedesmal in einem ganz verschiedenen Sinne gebraucht worden.

Ich gehe auf diese Einzelheiten hier aus dem Grunde ein, weil ich den Namen „Hals" oder auch „Halsstück" für einen ganz bestimmten Abschnitt der Spermien eingeführt sehen und ihn scharf von dem Verbindungsstücke trennen möchte. Ich hebe dazu nochmals hervor: 1) daß der Hals nicht vom Achsenfaden durchzogen wird, also keinen Teil der Geißel bildet, was auch daraus hervorgeht, daß sich die Wellenmembran nicht auf ihn fortsetzt; 2) daß der betreffende Spermienteil auch nicht zum Kopfe gehört, wie seine Entwickelungsgeschichte (s. weiter unten) auf das strengste erweist, und 3) daß er im Ei bei der Befruchtung eine Strahlung liefert, in der wir das Centrosom oder wenigstens einen Abkömmling desselben zu suchen haben. Hierzu kommt nun, daß bei den Selachiern (SUZUKI, 243), bei Helix pomatia (KORFF, 130) und wahrscheinlich noch bei einer nicht geringen Zahl anderer Tiere dies Halsstück, welches aus dem vorderen Centrosom entsteht, eine bedeutende Entwickelung erfährt. Grund genug nach allem dem, es durch eine besondere Benennung auszuzeichnen und es nicht mit dem „Mittelstücke" oder „Verbindungsstücke", welches ein Teil des Schwanzes ist, zu konfundieren.

c) **Schwanz.** Der Schwanz des Samenfadens, Cauda spermii, welcher bei sämtlichen Wirbeltieren vorhanden ist, läßt nach der von G. RETZIUS (224) gegebenen, zur Zeit wohl allgemein angenommenen Einteilung drei Abschnitte unterscheiden: das Verbindungsstück, Pars conjunctionis, das Hauptstück, Pars principalis, und das Endstück, Pars terminalis. Allgemeines Characteristicum des Spermienschwanzes ist das Vorhandensein eines Achsenfadens, dem die Bedeutung einer schwingenden Geißel, eines Motors für das Spermium, zukommt. Im Halsstücke fehlt, wie wir gesehen haben, ein solcher Achsenfaden, denn die dort beobachteten fadigen Bildungen sind dem Achsenfaden des Schwanzes nicht homolog, zeigen sich auch von ihm getrennt. Der Achsenfaden zieht ununterbrochen vom Beginne des Schwanzes, unter allmählicher Verdünnung, bis zum äußersten Ende des Spermium hindurch. Es würde somit durch diesen wesentlichen Teil des Schwanzes kein Grund zur Trennung desselben in drei gesonderte Abschnitte gegeben sein; der Grund für diese

Trennung liegt vielmehr in dem Verhalten der Centrosomen und der Hüllen des Achsenfadens, wodurch bei vielen Spermien schon mit mäßiger Vergrößerung sichtbare Absätze am Schwanze erzeugt werden.

Das Verbindungsstück wird vom Hauptstücke des Schwanzes abgesetzt einmal durch das letzte Stück des distalen Centrosoms, — „Scheibe“ JENSEN (121b, p. 410), „Schlußscheibe“ „Endscheibe“, BALLOWITZ (7, p. 245) —, welches am hinteren Ende des Verbindungsstückes gelegen ist, während das erste (vordere) Stück dieses Centrosoms den (proximalen) Anfang des Hauptstückes bezeichnet. Da der Achsenfaden durch diese „Scheibe“ hindurchgeht, so stellt dieselbe in Wahrheit einen Ring vor.

Wir verdanken MEVES (166—171) den bestimmten Nachweis, daß es ein Stück des hinteren Centrosoms ist, welches in Form der JENSENschen Ringscheibe die Grenze zwischen Verbindungsstück und Hauptstück des Schwanzes bildet. Bei den völlig ausgebildeten Spermien der meisten der untersuchten Tiere ist diese Scheibe nicht mehr gut wahrnehmbar. Sehr deutlich soll sie sich bei Didelphys virginiana erhalten, vergl. Fig. 32.

Eine zweite Marke für das Verbindungsstück, welche ihm vielleicht jedoch nicht ausschließlich zukommt, ist das Vorhandensein eines Spiralfadens. Derselbe ist insbesondere durch die Untersuchungen von JENSEN (l. c.), BALLOWITZ (5 u. 7), BENDA (29—39) und MEVES (167 u. 171) sichergestellt worden. Derselbe windet sich in engen Touren um den Achsenfaden herum; er beginnt am vorderen Ende des hinteren Centrosoms und endet an dessen hinterem Ende, falls er sich nicht noch, wie (nach JENSEN) bei einigen Species, auf das Hauptstück fortsetzt. Zwischen seinen Windungen findet sich eine homogene Substanz — Zwischensubstanz BALLOWITZ.

Außer diesen Bestandteilen sind nnn noch zwei Hüllen am Verbindungsstücke beschrieben worden. Eine innere Hülle soll in sehr dünner Lage unmittelbar den Achsenfaden umgeben, zwischen diesem und der Spiralhülle gelegen; sie soll sich distal in die Hülle des Hauptstückes fortsetzen. MEVES (171, p. 358), dem ich diese Angabe entnehme, spricht sich jedoch nicht mit voller Bestimmtheit über diese innere Hülle aus.

Die zweite Hülle ist die äußere; sie liegt außen auf der Spiralhülle und wird vom Protoplasma der Bildungszellen der Spermien, der Spermatiden, geliefert. Sie soll nach MEVES (171) vorn am Kopfe inserieren und hinten mit dem Verbindungsstücke enden; sie würde demnach auch noch den Hals überziehen, wie es die von MEVES gegebene schematische Figur 6 D zeigt. Diese Hülle hat an noch nicht völlig ausgebildeten Spermien öfters eine aufgetriebene Stelle — Fig. 6 D —; später wird sie gleichfalls sehr dünn und legt sich der Spiralhülle dicht an.

Die beschriebenen Teile sind in den Figg. 6 und 6 D (Schemata), 9, 10, 27, 31, 32, 36 u. 43 dargestellt. Fig. 6 zeigt bei *P. c.* das Verbindungsstück mit der deutlichen Abtrennung vom Hauptstücke, dem dick gezeichneten Achsenfaden, dem Spiralfaden und dessen homogener hellerer Zwischensubstanz, sowie der äußeren Hülle, welche sich auf das Hauptstück fortsetzt. Die nach MEVES (171, Textfigur C, p. 360)

kopierte Fig. 6*D* zeigt bei *Nd. p.* ($c. p_1$), erstes (proximales) Stück des hinteren Centrosoms, den Beginn des Verbindungsstückes, wie ich es fassen möchte, bei *Ann.* ($c.\ p_2$) die JENSEN'sche Scheibe (Ring, MEVES) als zweites Stück des hinteren Centrosoms; darauf folgt eine eingeschnürte Stelle, mit der das Hauptstück beginnt, s. weiter unten. Am Verbindungsstücke haben wir in der Mitte den starken fibrillären Achsenfaden, *F. pr.*, bedeckt unmittelbar von der inneren sehr dünnen Hülle, *Inv. int.* Auf dieser lagert die Spiralhülle, bestehend aus dem in Form heller, runder Stellen (im scheinbaren Querschnitte) gezeichneten Spiralfaden (*Spir.*) und seiner (dunkel gehaltenen) Zwischensubstanz (*Subst. int*). Auf die Spiralhülle folgt dann die äußere Hülle, Involucrum externum (*Inv. ext.*); an dieser bemerkt man eine der erwähnten Verdickungen.

Von den nach der Natur entworfenen Bildern läßt Fig. 9 ein Stück der äußeren Hülle des Verbindungsstückes erkennen. Die Fig. 10, 27, 31 und 32 zeigen die Spiralhülle; Fig. 36 giebt das getreue Bild des Verbindungsstückes vom Meerschweinchen; ein Querschnitt ist in Fig. 37 (*Cd. P. c.*) dargestellt.

Nach dem in Wort und Bild Angegebenen läßt sich das Verbindungsstück kurz als derjenige Teil des Spermium definieren, welcher an das hintere Centrosom geknüpft ist.

Aeußerlich stellt sich das Verbindungsstück mehr oder weniger scharf von den übrigen Teilen des Spermium abgesetzt dar, meist als eine längliche Verdickung des vordersten Schwanzabschnittes (s. u. a. die Fig. 35, 36 A, 36, 38, 39 und 40), welcher um so deutlicher erscheint, je mehr die Halspartie eingeschnürt ist und je besser der Schlußring (s. Fig. 36 A *Ann.*) erhalten ist. Vielfach ist eine genaue Abgrenzung ohne Kenntnis der histogenetischen Entwickelung an den reifen Spermien kaum vorzunehmen, und ich mag mich nicht dafür verbürgen, ob an manchen der hier abgebildeten Samenfäden die Bezeichnung *P. c.* völlig richtig angebracht ist.

Die Größe des Verbindungsstückes ist sehr verschieden. Nimmt man dasselbe in dem Sinne, wie ich es hier verstehe, und wie es die Säugetierspermien nach den histogenetischen Untersuchungen von MEVES klar erkennen lassen, so ist es bei den Urodelen, z. B. Salamandra maculosa, sehr lang — s. Fig. 49 m_1 nach MEVES, wo die Stelle des Ringes völlig sicher bestimmt ist. Ich weiche hier nach dem vorhin Gesagten von den Autoren ab, welche dies lange Stück zwischen den beiden Teilen des hinteren Centrosoms als „Hauptstück" bezeichnen. Was als Hauptstück bei den Urodelen aufzufassen ist, darüber s. weiter unten.

Bei den Fischen, Reptilien und Vögeln ist das Verbindungsstück im allgemeinen kurz, soweit das aus den vorliegenden Angaben und meinen eigenen Untersuchungsergebnissen sich beurteilen läßt. Man wolle hierzu die betreffenden Figg. 8, 12—16, 28 und 32 vergleichen. Bei den Säugetieren ist es im Verhältnis zur Gesamtlänge der Spermien ansehnlich entwickelt; mäßig lang ist es beim Menschen (Fig. 40). Ob dasselbe in Fig. 29 (Fringilla caelebs) richtig abgegrenzt ist, darüber wage ich keine bestimmte Meinung zu äußern. Bei der Taube (Fig. 30) ist es nicht möglich, am unversehrten reifen Spermium das Verbindungsstück sicher zu umgrenzen; auch BALLOWITZ (5, I, p. 446) gelangt zu keinem bestimmten Ergebnisse; er

spricht in seiner späteren Arbeit (5, III, p. 278) nach Befunden an Ophidiern, welche in der äußeren Form ihrer Spermien manche Aehnlichkeiten mit denen der Columbinen zeigen, die Vermutung aus, daß das lange dickere Stück des Schwanzes das Verbindungsstück sei; dann würde (vgl. die Figg. 30 und 27) das Hauptstück nur unbedeutend sein und sich vom Endstücke nicht unterscheiden lassen. Hier kann nur eine genaue histogenetische Analyse aushelfen.

Bezüglich der Formverhältnisse des Verbindungsstückes ist noch mitzuteilen, daß dasselbe bei den Spermien einzelner Säugetiergruppen (Chiropteren, EIMER, M. 2612; BALLOWITZ, 7, p. 245; Beutler, FÜRST, 90) leicht abgeplattet ist. Bei den übrigen untersuchten Säugetieren konnten BALLOWITZ wie JENSEN (121b) keine solche Abplattung finden.

Als Hauptstück des Schwanzes, Pars principalis, bezeichne ich mit RETZIUS denjenigen Abschnitt, welcher aus dem Achsenfaden und einer gewöhnlich einfachen, diesen umschließenden Hülle besteht, ohne Beteiligung des Centrosoms; dieser Abschnitt folgt unmittelbar auf das Verbindungsstück.

Das Hauptstück zeigt somit meist eine weit einfachere Organisation als das Verbindungsstück und ist fast immer merklich dünner als das letztere — Ausnahmen kommen vor; vielleicht bilden die Spermien der Columbinen eine solche. Zuweilen ist, wie bereits erwähnt werden mußte, ein deutlicher Absatz gegen das Verbindungsstück vorhanden, der wie eine Einschnürung erscheint; dieselbe liegt hinter dem Schlußringe — s. die Abbildungen JENSEN's von den Rattenspermien (121b), EIMER's (M. 2612) und BALLOWITZ' (7) von den Chiropterenspermien, und die schematische Figur 6D unmittelbar hinter „*Ann*". Hier liegt der Achsenfaden scheinbar nackt zu Tage; nach der durch Fig. 6D erläuterten Ansicht von MEVES ist er indessen noch von der inneren Hülle umgeben, welche in die Hülle des Hauptstückes übergeht. Scharf ist die Grenze auch bei Didelphys (Fig. 34).

Bei den Spermien zahlreicher Species bleibt das Kaliber des Hauptstückes in seinem ganzen Verlaufe nicht gleichförmig, sondern verdünnt sich allmählich gegen das Endstück hin (s. Fig. 6D, 36 u. 40). Es ist dies im wesentlichen auf eine Abnahme in der Stärke der Hülle und der die Fibrillen, aus denen der Achsenfaden besteht, verkittenden Zwischensubstanz zurückzuführen, doch scheint auch — vgl. die von MEVES entworfene schematische Figur 6D und die Angaben von BALLOWITZ (5, I, p. 419) — eine Reduktion der Fibrillen des Achsenfadens stattzufinden.

Sehr merkwürdig ist ein von MEVES für das Meerschweinchen festgestellter Befund, daß nämlich an der späteren Grenze zwischen dem Achsenfaden des Verbindungsstückes und des Hauptstückes im Laufe der Entwickelung der Spermien eine Verdickung des Achsenfadens beginnt, welche über den letzteren distal sich ausdehnt, so daß er im Hauptstücke eine Zeit lang stärker erscheint als im Verbindungsstücke; später gleicht sich dies wieder aus. (Vgl. Fig. 50 *f*).

Ueber die Beschaffenheit der Hülle des Hauptstückes kann ich nur sagen, daß sie eine sehr dünne und in den meisten Fällen homogene ist. Ueber ihre Genese berichtet MEVES (171, s. w. u.), daß sie ein „Bildungsprodukt des Achsenfadens selbst darstellen müsse, vielleicht ein Ausscheidungsprodukt desselben, ähnlich wie die innere

Hülle des Verbindungsstückes, in die sie sich kontinuierlich fortsetzt". Diese Angabe bezieht sich auf das Meerschweinchen (s. Fig. 6 D). Man wird zugeben, daß hier noch weitere Nachforschungen nötig sind. v. Brunn (M. 2604) hat nach Untersuchungen bei Vögeln die Ansicht ausgesprochen, daß sie auf das Zellprotoplasma zurückgeführt werden müsse, welches sich an dem Achsenfaden entlang bis zum Ende des Hauptstückes hinunterzieht. Für Säugetiere kann ich Meves beipflichten, wenn er hierzu bemerkt, daß man zu keiner Zeit das Protoplasma weiter als bis zum hinteren Ende des Verbindungsstückes verfolgen könne.

Die Grenze des Hauptstückes gegen das Endstück wird durch das Ende der Hülle des Hauptstückes bestimmt; so nimmt man wenigstens bis jetzt an, da es nicht gelungen ist, an dem Endstücke mit Sicherheit noch eine Hülle aufzudecken. In vielen Fällen ist die Grenze deutlich durch eine Art Absatz markiert — man vgl. die Figg. 6 D (Schema), 12, 29, 34 und 40, hier mit *L. P. pr.* = Limes partis principalis bezeichnet. Bei der Mehrzahl der Spermienarten ist der Uebergang gegen das Endstück, wenigstens bei den reifen Exemplaren, unmerklich.

An den Spermien mancher Tiere sind auch am Hauptstücke Querstreifen und Spiralbildungen, wie am Verbindungsstücke, beschrieben worden: Jensen (121b) von der Ratte, Ballowitz (7) bei vielen Chiropteren. Bei den übrigen von ihm untersuchten Säugetieren sah Letzterer nach Behandlung mit macerierenden Reagentien vielfach einen Zerfall in quere Stückchen, will aber nicht entscheiden, ob diese auf das Vorhandensein eines echten Spiralfadens zu beziehen seien. Für die Chiropteren und die Ratte nimmt er, wie für das letztere Tier auch Jensen, an, daß die hier sehr deutlich sichtbaren Querstreifen einem echten Spiralfaden ihre Erscheinung verdanken. Brown (62a) und Jensen zeigten außerdem, daß die Spiralbildungen am Hauptstücke der Rattenspermien sich färberisch anders verhalten als am Verbindungsstücke — bei 1-proz. Goldchloridbehandlung bleibt das ganze Hauptstück ungefärbt, während sich die Spirale des Verbindungsstückes sehr stark färbt (Brown) — und endlich macht Jensen darauf aufmerksam, daß die beiderlei Spiralfäden nicht zusammenhängen, sondern durch die vorhin erwähnte kleine Einschnürung zwischen Haupt- und Verbindungsstück völlig getrennt werden.

Bei den Vögeln zeigen nach den Untersuchungen von Schweigger-Seidel (233), v. Brunn (M. 2604) und insbesondere von Ballowitz (5, I) die Passeres einen sehr deutlichen Spiralfaden, der sich auch leicht isolieren läßt, sowohl am Verbindungsstücke, wie am Hauptstücke.

Ballowitz gebraucht unterschiedslos die Ausdrücke „Spiralfaden" und „Spiralsaum"; es würde dies meines Erachtens besser vermieden, denn bei dem Worte „Saum" denkt man leicht an eine membranartige Bildung, wie es die Wellenmembran der Urodelen ist; um eine solche Bildung handelt es sich hier jedoch nicht, wenn ich auch nicht in Abrede stellen will, daß sowohl homologe, wie analoge Beziehungen bestehen mögen, s. w. u.

Bei den übrigen Ordnungen der Vögel nimmt Ballowitz nur für das Verbindungsstück einen Spiralfaden an; am Hauptstücke gelang es ihm hier nicht, weitere Strukturen in dessen Hülle zu erkennen.

Auch die Selachier und die Urodelen zeigen demselben Autor zufolge (5, III) Andeutungen von Querstreifen, die ersteren am Verbindungsstücke, die letzteren am Mantel des von den Autoren so genannten Hauptstückes, welches aber nach meiner Auffassung dem Verbindungsstücke entspricht. Sehr deutlich sind die Querstreifen bei den Reptilien; sie werden hier von Ballowitz als Ausdruck einer Spiralfaser wohl mit Recht angesprochen.

Andere wichtige Bildungen, welche am Verbindungsstücke und Hauptstücke vieler Spermienarten erscheinen, sind die in Gestalt von flossenförmigen Säumen auftretenden Membranen. Dieselben liegen da, wo sie außer allem Zweifel vorhanden sind, stets nur einseitig dem Schwanze (sc. dem Achsenfaden) an, im Gegensatze zu dem Spiralfaden, welcher den Achsenfaden umwindet. Man unterscheidet zwei solcher Membranen, die vorhin bereits genannt wurden: die Wellenmembran, Membrana undulatoria, und den von Ballowitz beim Axolotl nachgewiesenen „Steuersaum“ oder „Kielsaum“, Gubernaculum m.

In vollendetster Ausbildung finden wir die Wellenmembran bei den Urodelen; aber auch bei einzelnen Anuren, wie bei den Bufonen und Bombinator (Fig. 19 und 20), und in geringerer Ausbildung bei einzelnen Teleostiern (Esox, Perca) kommt eine ähnliche Membran vor; Leydig (146) erwähnt einer solchen bei Gasterosteus. Vgl. jedoch hierzu S. 123.

Bei den Urodelen insbesondere ist die Wellenmembran — wir wollen ihr von den mancherlei verwendeten Namen diesen von R. Fick herrührenden geben, wegen der wellenförmigen (undulierenden) Bewegungen, welche an ihr beobachtet werden — eine sehr ansehnliche Bildung (Fig. 6, 6 A, 6 B u. 17). Mit ihrem einen Rande ist sie geradlinig an dem Hauptfaden befestigt, mit dem anderen, welcher wegen seiner größeren Länge sich in krausenförmige Falten legt, an dem Randfaden (siehe die früher schon gegebene kurze Erklärung der Figuren). Czermak (73a), dem Meves folgt, bezeichnet diejenige Seite des Schwanzes, an welcher die Membran befestigt ist, als dessen (und auch des ganzen Spermium) Rückenseite, die gegenüberliegende als Bauchseite. Querschnitte von Urodelenspermien, welche wohl zuerst Piersol (M. 2625), später Meves (167) und Mc Gregor (157; s. Fig. 6B) ausgeführt haben, zeigen, daß der Achsenfaden im Verbindungsstücke und im Hauptstücke des Schwanzes flach-hufeisenförmig (Schnittbild) gekrümmt erscheint, die Konkavität zur Rückenseite hin gewendet, und daß ausschließlich auf der Bauchseite eine Hülle vorhanden ist. Die Wellenmembran ist nun in der Konkavität des Achsenfadens wie in einer Furche eingepflanzt (Meves), steht also unmittelbar mit der Achsenfadensubstanz in Berührung. Hieraus und auch aus anderen Gründen (l. c. p. 127) folgert Meves, daß die Membran sich direkt vom Achsenfaden aus bilde, und ebenso der Randfaden, welcher bei seinem ersten Auftreten gleich in seiner ganzen Länge dicht neben dem Achsenfaden gesehen wird; die einseitig dem letzteren aufgelagerte Hülle zeigt sich erst nach dem Auftreten der Wellenmembran.

Ueber die Bildung des Gubernaculum — dasselbe ist bis jetzt (von Ballowitz, 5, III) sicher nur bei Siredon beobachtet worden und beschränkt sich auf den distalen Teil des Schwanzes (Fig. 6) — wissen wir nichts. Ich bin der Meinung, daß es mit der membran-

artigen Bildung, welche zwischen dem Nebenfaden (s. weiter unten) und dem Hauptfaden auftritt, zusammenzustellen sei.

Von H. GIBBES (93) und W. KRAUSE (133—135) sind auch bei Menschen- und Säugetierspermien sehr feine Membranen abgebildet und beschrieben worden, welche aber, W. KRAUSE zufolge, darin von den eben besprochenen Membranen abweichen, daß sie spiralig um den Schwanz des Samenfadens mit ihrer Anheftungslinie herumreichen. H. GIBBES nimmt freilich einen einseitig angehefteten membranösen Saum an, wie dies auch seine indessen nicht sehr einleuchtenden Abbildungen darthun. Einen Randfaden vermag ich in den sonst vollkommen klaren Abbildungen W. KRAUSE's nicht zu erkennen; die Membran selbst ist sehr zart dargestellt. Diese Angaben haben bis jetzt von anderer Seite keine Bestätigung gefunden; nur JENSEN, obwohl er über keine direkte Beobachtung verfügt, spricht sich zustimmend aus; s. w. u. Menschenspermien.

Das Endstück des Schwanzes besteht, so wird gewöhnlich angenommen, aus dem nackten, d. h. hüllenlosen Achsenfaden. Dasselbe stellt einen kürzeren Abschnitt des Schwanzes dar, als das Hauptstück, variiert jedoch nicht unbedeutend in seiner Länge. Meist läuft es so unmeßbar fein aus, daß es schwer wird, sein äußerstes Ende mit voller Schärfe zu bestimmen. Der Absatz vom Hauptstücke ist, wie bemerkt, mehr oder minder deutlich ausgeprägt; vielfach aber ist das Endstück vom Hauptstücke nicht durch eine äußerlich sichtbare Marke zu trennen. Hiermit hängt dann die weitere Frage zusammen, ob das Endstück überhaupt völlig hüllenlos sei? Beobachtungen von BALLOWITZ (5, I, p. 447) bei Tauben — es trat nach Maceration am Endstücke ähnlicher Querzerfall auf wie beim Verbindungsstücke, und der isolierte Achsenfaden erschien feiner als das gefärbte Endstück des intakten Spermatosoms — lassen es als wahrscheinlich gelten, daß auch am Endstücke noch eine feine Hülle vorhanden sei.

Einer der wichtigsten Befunde nun, dessen genaue Feststellung und physiologische Würdigung, nach voraufgegangenen, nicht weiter verfolgten Einzelbeobachtungen von SCHWEIGGER-SEIDEL und JENSEN, wir BALLOWITZ verdanken, ist die Zusammensetzung der gröberen Fadenbildungen im Schwanze aus feinsten Fibrillen: Elementarfibrillen.

Wir haben gesehen, daß von gröberen Fadenbildungen im Schwanzteile der Spermien mindestens einer vorhanden ist, der Achsenfaden. Bei den Amphibien treten noch ein, oder, wie bei Amphiuma und anderen Urodelen, (Tritonen) noch 2 weitere stärkere Fäden hinzu: der Randfaden und der Nebenfaden. Nun zeigte BALLOWITZ, daß bei allen Tieren, mit Ausnahme der Amphibien, bei denen besondere, alsbald zu besprechende Verhältnisse vorliegen, der Achsenfaden oder Hauptfaden aus feinsten Fibrillen zusammengesetzt ist. Häufig ergeben sich zunächst 2 dickere Fäden als Bestandteile des Achsenfadens, diese zerfallen dann wieder in mehrere feine Fibrillen — bis zu 9 wurden gezählt (JENSEN). Die Elementarfibrillen lassen ihre Dicke nicht mehr bestimmen; man vermag auch nicht zu sagen, wie viele solcher Fibrillen in einem Achsenfaden stecken, da man ja nicht wissen kann, ob man sämtliche Fibrillen isoliert hat.

Bei den Amphibien zerfällt nur der Randfaden in Fibrillen; der Nebenfaden läßt sich in kleine, längliche Stücke zerlegen, die

hintereinander aufgereiht sind; am Achsenfaden ist die Zerlegung in Fibrillen hier noch nicht gelungen.

Den Nebenfaden erklärt Ballowitz für einen kammförmig abgesetzten Teil der Hülle; wahrscheinlich ist, wie bemerkt, die Steuermembran des Axolotl auch hierher zu rechnen. Weiteres hierüber s. später bei den Amphibien. Ich halte, wie ich in der vorhin gegebenen Erklärung der Fig. 6 B bemerkte, dafür, daß der Nebenfaden hier ein vom Hauptfaden abgespaltener Teil ist. Damit würde auch stimmen, daß er nicht in Fibrillen, sondern nur in einzelne hintereinander gelegene Stückchen zerlegt werden kann. — Die Fibrillen sind, wo sie vorkommen, durch eine Zwischensubstanz, die man sehr wohl als „Kittsubstanz" bezeichnen kann, verbunden. Dieselben sind, wie Ballowitz gezeigt hat, bis zum äußersten Ende des Endstückes zu verfolgen (Fig. 38 und 39). Man vergleiche zu dem in Rede Stehenden noch die Figg. 27 (Spiralfaden), 17, 29, 29 A, 29 B, 35 und 40.

Der Achsenfaden wird von seinem Beginne an bis zum Ende des Endstückes immer dünner, ähnlich wie meist der ganze Schwanzteil. Nach Ballowitz ist dies, wie bemerkt, in der Hauptsache darauf zurückzuführen, daß die Hülle dünner und die Kittsubstanz geringer wird; ob die Fibrillen selbst dünner werden, ist wahrscheinlich, aber nicht sicher festzustellen (5 — I, S. 419).

3. Die Spermien der einzelnen Tierklassen und Tierordnungen.

An der Hand von Abbildungen, welche in ihrer Mehrzahl den sehr genauen und eingehenden Arbeiten von Ballowitz entlehnt sind, sollen nun die Spermien der Hauptvertreter aller Wirbeltierklassen einer kurzen Besprechung unterzogen werden:

I. Acrania. Das Sperma des Amphioxus lanceolatus erscheint bei seiner freiwilligen Entleerung — sie erfolgt stoßweise aus dem Abdominalporus der laichenden Tierchen — als ein feiner weißlicher Schleim, der im Wasser alsbald zergeht. Außer den Spermien sind bis jetzt weitere morphologische Bestandteile in demselben nicht beobachtet worden; es fehlt überhaupt eine genauere Untersuchung. Die Laichzeit scheint sich vom Ende des Mai bis in den Juli hinein zu erstrecken, und die Ausstoßung der Geschlechtsprodukte geschieht in den Abendstunden von 6 Uhr ab an schattigen Stellen.

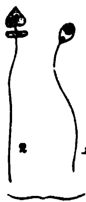


Fig. 7.

Fig. 7. Spermien von Amphioxus lanceolatus. Nach Langerhans (Arch. f. mikr. Anat., Bd. XII, Taf. XIV, Fig. 43b u. c.).

Diese Spermien sind wohl die kleinsten unter denen der Vertebraten; ihre Köpfe sind ellipsoidisch, nahezu kuglig, mitunter sieht man an ihnen bei gefärbten Präparaten eine Differenzierung in ein vorderes und hinteres Stück (s. Fig. 7 *1*); an der Insertion des sehr feinen Schwanzes wurde zuweilen ein kleines sich dunkel färbendes Knöpfchen — Sobotta vermutet in ihm das Centrosom — gesehen. In Boraxkarmin färben die Köpfe sich dunkelrot. Weitere Gliederung ist bislang nicht wahrgenommen worden; auch ich konnte eine solche an Spermien, welche ich der Güte der Herren Lo Bianco und Kopsch verdanke, nicht wahrnehmen.

Ich fand die Spermien so, wie sie Fig. 7, *1* (nach LANGERHANS) wiedergiebt. Die Form 7, *2* halte ich im Gegensatze zu LANGERHANS für ein jüngeres Stadium, oder auch für eine abnorme; jedenfalls bin ich sehr zweifelhaft darüber, ob man den relativ großen Anhang hinter dem zugespitzten Kopfe als das Verbindungsstück (BALLOWITZ 5 III, S. 226, SOBOTTA 561) deuten darf.

Die Spermien von Amphioxus lanceolatus wurden zuerst von A. KÖLLIKER 1843 beschrieben und gut abgebildet (Ueber das Geruchsorgan von Amphioxus, MÜLLER's Archiv, 1843, S. 32), später von LANGERHANS (137) und von SOBOTTA (561, S. 38).

II. Cyclostomata. Bei den Hyperotreta (Myxine, Bdellostoma) sind die Spermien von Myxine glutinosa durch J. T. CUNNINGHAM (73) als kleine Gebilde beschrieben worden, mit kleinen, birnförmigen, stark lichtbrechenden Köpfen, hinter welchen sich ein durchsichtiger protoplasmatischer Körper — wahrscheinlich das Verbindungsstück — befindet, dem der übrige Teil des Schwanzes folgt.

Nach den Mitteilungen übrigens, welche F. NANSEN und G. RETZIUS (224a) gegeben haben, ist es zweifelhaft, ob man gut ausgebildete reife Spermien von Myxine schon kennt. B. DEAN (342b) teilt diese Zweifel an den CUNNINGHAM'schen Angaben freilich nicht. In DEAN's Monographie selbst findet sich nichts über die Spermien; die Litteratur ist dagegen vollständig angeführt. Nach einer brieflichen Mitteilung von DOFLEIN sind die Köpfe der Spermien von Bdellostoma spindelförmig, in eine Spitze ausgezogen und von 8—10 μ Länge. Das Verbindungsstück hebt sich wenig ab. Der Schwanz ist relativ stark, jedoch nicht besonders lang.

Ich gebe in Fig. 8 von der zweiten Abteilung der Cyclostomen, den Hyperoartia, ein Spermium von Petromyzon planeri nach CALBERLA (64). Die Köpfe dieser Spermien sind bemerkenswert durch ihre langgestreckte Walzenform; nach vorn verjüngen sie sich kaum. Das Verbindungsstück (*P.c.*) ist deutlich, der übrige Teil des Schwanzes ist sehr lang und dünn; das Hauptstück ist selbst bei der angewendeten beträchtlichen Vergrößerung vom Endstücke nicht zu unterscheiden.

JOH. MÜLLER, Arch. f. Anat. u. Phys., Jahresber. für 1836 beschreibt bereits die Spermien von Petromyzon marinus. HERFORT (413) schildert das Sperma bei Petromyzon planeri nach den Beobachtungen von VEJDOVSKY als eine milchweiße Flüssigkeit, welche beim spontanen Laichen in starkem feinen Strahle herausgespritzt wird. Eine genauere Untersuchung dieses Sperma fehlt noch.

R. WAGNER giebt eine, augenscheinlich sehr unvollkommene Abbildung eines Spermium von Petromyzon fluviatilis (TODD's Cyclopaedia, Vol. IV, P. 1, p. 483); dasselbe ist dem von P. planeri sehr ähnlich.

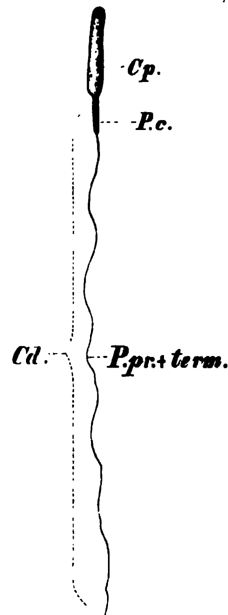


Fig. 8.

Fig. 8. Spermium von Petromyzon planeri nach CALBERLA. Vergr. 800. *Cp.* Caput, *P.c.* Pars conjunctionis, *Cd.* Cauda, *P. pr.* + *term.* Pars principalis + terminalis (caudae).

III. Selachii. Völlig verschieden von den vorhin beschriebenen Formen sowohl in der Größe wie in der Struktur erweisen sich die Spermien der Selachier. Sie sind über 10mal so lang als die des Amphioxus; ihr Kopf insbesondere übertrifft den einer Amphioxus-Spermie über 30mal an Länge. Derselbe zeigt 5–6 (bei Pristiurus nach Rückert [534] 9) flache Spiralwindungen (Fig. 9) und hat am vorderen Ende ein scharfes „Spitzenstück" (Ballowitz 5 III), welches als Perforatorium aufzufassen ist. Dasselbe bleibt bei Färbung in Gentianaviolet — nach voraufgegangener Behandlung mit Kochsalzlösung — hell, während der übrige Kopf sich sehr intensiv koloriert (Fig. 10). Man kann eine periphere oder Rindenschicht von einer centralen oder Binnenschicht des Kopfes unterscheiden, doch ist eine der Kopfkappe vergleichbare Membran nicht nachweisbar.

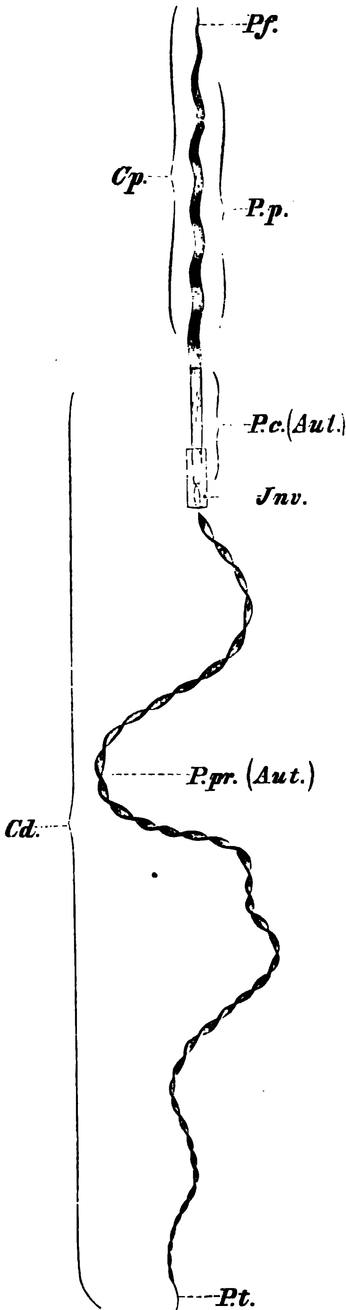


Fig. 9.

Der auf den Kopf folgende Abschnitt erscheint in Form eines geraden Stäbchens, an welchem man bei Färbungen dicht gedrängte spiralige Streifung unterscheiden kann. Am hinteren Ende desselben beschreibt Ballowitz ein abgestutztes, regelmäßig geformtes dickes Stück (*Inv.* Fig. 9), welches auch ein wenig auf das Hauptstück des Schwanzes (*P.pr.*) übergreift und sich wie eine durchsichtige Hülle ausnimmt. Es folgt dann die Geißel, die aus zwei völlig einander gleichen, durch eine durchsichtige, feine, hautartige Zwischensubstanz verbundenen, in zierlichen Spiralwindungen umeinander gedrehten Fäden besteht. Die Windungen werden, je näher dem distalen Ende sie liegen, desto enger. Jeder Faden läßt sich durch Maceration noch in Ele-

Fig. 9. Spermium von Raja clavata. *Pf.* Perforatorium, *Cp.* Caput (Kopf), *P.p.* Pars posterior des Kopfes, *Cd.* Cauda (Schwanz), *P.c.* (*Aut.*) Pars conjunctionis (Verbindungsstück), *P.pr.* (*Aut.*) Hauptstück (Pars principalis) des Schwanzes, *P.t.* Pars terminalis (Endstück) des Schwanzes, *Inv.* Hülle am hinteren Ende des Verbindungsstückes und vorderen Ende des Hauptstückes des Schwanzes. (Nach Ballowitz 5 III, Taf. XI, Fig. 1. Winkel, homog. Immers. 1/14, Mikrom. Okul. 2, Tub. elong. (1 mm der Zeichnung = 0,0009 mm des Objektes).

mentarfibrillen zerlegen. Durch denselben Prozeß werden beide Fäden im ganzen dünner, so daß sie wohl eine Hülle besitzen; ebenso bröckelt die spiralige Hülle von dem Verbindungsstücke ab, und es bleibt dann im Centrum desselben ein einziger Achsenfaden übrig, in welchen die beiden Schwanzfäden übergehen (Fig. 11).

Ein Endstück glaubt BALLOWITZ, dem ich die vorstehenden Angaben entlehne, nicht annehmen zu sollen. An seinen Abbildungen (Fig. 9 u. 11) erkennt man aber deutlich einen ganz feinen Endfaden (*P. t.* in Fig. 9, *F. t.* in Fig. 11), den ich bis auf weiteres als das „Endstück" ansprechen möchte.

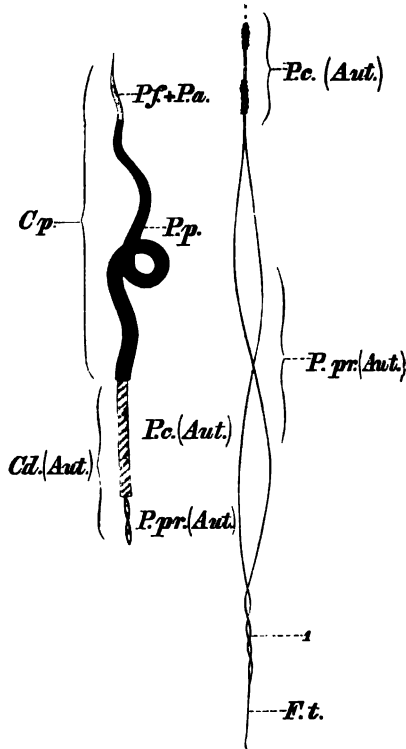


Fig. 10. Fig. 11.

Fig. 10. Kopfteil eines Spermium von Raja clavata nach Maceration in Kochsalzlösung und Färbung in Gentianaviolett. Das Hinterstück des Kopfes (*Cp. P. p.*) stark gefärbt, während das Vorderstück (*P. a.*) mit dem Perforatorium (*Pf.*) fast farblos bleibt. Am Verbindungsstücke (*P. c.*) eine schräg gestellte Streifung (Spirale). *P. pr.* vorderster Teil vom Hauptstück des Schwanzes. Vergr. s. Fig. 9.

Fig. 11. Schwanzteil eines Spermium von Raja clavata nach Maceration in Kochsalzlösung. Fig. 11 ist aus den Figg. 7 u. 9 von BALLOWITZ (5 III, Taf. XI) kombiniert. *P. c.* Verbindungsstück, die Hülle durch die Maceration teilweise entfernt, der Achsenfaden dadurch freigelegt. *P. pr.* Hauptstück des Schwanzes, dessen 2 Fäden zum größten Teil auseinandergelegt sind, bei *1* aber in der gewöhnlichen Weise (s. Fig. 9) eng umeinander geschlungen sind. *F. t.* Endfaden des Schwanzes. (Fig. 10 u. 11 nach BALLOWITZ (5 III) Taf. XI. Vergr. s. die Erklärung zu Fig. 9.)

Ich habe — abgesehen von der eben hingestellten Annahme eines Endstückes — zu den Figg. 9—11 die von BALLOWITZ gewählten Bezeichnungen nach der von mir angenommenen latinisierten Form gegeben. Indessen bin ich nicht sicher, ob diese Bezeichnungen alle zutreffend sind, und habe deshalb bei den mir zweifelhaft erscheinenden Benennungen den Zusatz „Aut." gemacht. Denn jüngst hat SUZUKI (243) nachgewiesen, daß der im sogenannten Verbindungsstücke der Selachier steckende Faden aus dem vorderen Centrosom hervorwächst und daß ein hinteres Centrosom vorhanden ist, welches den Achsenfaden aussendet und sich zu einem Ringe umgestaltet, durch welchen hindurch der Achsenfaden mit dem vorderen Centrosom und dessen Faden in Verbindung tritt. Wie der Ring sich verhält, ob er wie bei Salamandra sich in zwei Teile zerlegt, von denen der eine nach abwärts rückt, um sich am Ende des als Verbindungsstück anzusprechenden Teiles festzusetzen, wie ferner die zwei

Fäden entstehen, darüber ist nichts bekannt. Aber nach dem von mir angenommenen Begriffe eines „Halses“ entspricht den SUZUKI'schen Untersuchungen zufolge das Stück *P.c.* (Aut.) mehr einem „Halsstücke“ als einem „Verbindungsstücke“, und ist, wie auch SUZUKI schon angiebt, dem in gleicher Weise entstehenden Halsstücke (Verbindungsstücke Aut.) der Urodelenspermien homolog. Wo wir nun das Verbindungsstück und das Hauptstück zu suchen haben, ist zur Zeit, ehe nicht eine genaue Spermiogenese von Raja vorliegt, unmöglich festzustellen. Daß sich um den in Rede stehenden Teil spiralige Bildungen anlegen, kann nicht gegen meine Auffassung ins Gewicht fallen. Wir finden diese ja, wie bereits im vorigen Abschnitte festgestellt wurde, an verschiedenen Teilen der Spermien. Es soll noch erwähnt sein, daß nach den Angaben von BALLOWITZ das sogenannte Verbindungsstück von Raja sich färberisch anders verhält — es bleibt hell bei der Tinktion mit Gentianaviolett — als die gleich benannten Stücke der meisten übrigen Wirbeltiere.

Die Litteraturangaben über die Selachierspermien giebt BALLOWITZ (5 III). Ich füge diesen noch hinzu die mehr entwickelungsgeschichtlichen Arbeiten von SWAEN und MASQUELIN (M. 2586), SABATIER (227) und F. HERMANN (116), unter denen die letztere vortreffliche Abbildungen der nahezu reifen Spermien, welche im Hoden in charakteristischen Längsbündeln zusammenliegen, liefert. S. über dieses Verhalten bei der Spermiogenese.

IV. Ganoidei. Für die Abteilung der Ganoiden kann ich nur auf die Beschreibung und Abbildung von BALLOWITZ (5 III) mich beziehen (s. Fig. 12), welche die Spermien von Acipenser sturio angeht. Diese Spermien gehören zu den kleinen Formen. Ihr Kopf ist länglich-cylindrisch und trägt ein kleines, spitzes Ansatzstück, Perforatorium; dieses bleibt bei Färbungen unbetroffen, während am Kopfe ein vorderer Randteil, *P. a.*, sich stärker färbt als der hintere Abschnitt, *P. p.* Den folgenden kugligen Teil deutet BALLOWITZ als Verbindungsstück, *P. c.*; es schließt sich daran ein langes Hauptstück, *P. pr.*, von dem ein kurzes, feines Endstück, *P. t.*, deutlich abgesetzt ist. In dem sogenannten Verbindungstücke erkennt man ein kleines Knöpfchen dicht am Kopfe und ein größeres nahe dem hinteren Ende; ob das Hauptstück unmittelbar in dieses größere Knöpfchen übergeht, läßt sich nicht entscheiden. Zwischen beiden Knöpfchen verläuft ein sehr feiner axialer Faden.

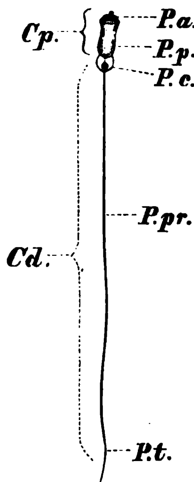


Fig. 12.

Fig. 12. Spermium vom Stör (Acipenser sturio). *Cp.* Kopf (Caput), *Cd.* Schwanz (Cauda), *P.a.* Vorderstück des Kopfes mit kleinem Stiftchen (Perforatorium), *P.p.* Hinterstück des Kopfes, *P.c.* Verbindungsstück, mit heller Hülle und Faden mit 2 Knöpfchen, *P. pr.* Hauptstück des Schwanzes, *P. t.* Endstück des Schwanzes. (Nach BALLOWITZ [5, III] Taf. XI Figg. 11 u. 12 kombiniert.) Vergr. s. die Angabe bei Fig. 9.

Man kann vermuten, daß das vordere Knöpfchen einem vorderen Centrosom entspricht, das hintere einem hinteren Centrosom; dann würde das vordere Knöpfchen mit dem feinen Faden, der als Centrosomfaden

aufzufassen wäre, zusammen ein Halsstück darstellen. Wie weit sich dann das Verbindungsstück erstreckte, bliebe zu untersuchen.

V. Teleostei. Reichlichere Nachrichten haben wir über die Spermien der Knochenfische, von denen eine ganze Reihe aus verschiedenen Ordnungen untersucht ist.

Bei MIESCHER (173) und HIS (412) finden sich genaue Angaben über die Spermien von Trutta salar (Lachs) — s. Fig. 72. BALLOWITZ untersuchte Clupea harengus, Esox lucius, Cyprinus carpio, von dem auch KÖLLIKER (Zeitschr. f. w. Zool. Bd. VII, Taf. XIII) eine Abbildung giebt, Leuciscus rutilus, Scardinius erythrophthalmus, Gadus morrhua, Perca fluviatilis, Acerina cernua, Gobius niger, Zoarces viviparus und Cyclopterus lumpus. JENSEN (121) beschreibt die Samenfäden von Sebastes norvegicus, LEYDIG (146) von Gasterosteus.

Im allgemeinen gehören die Spermien der Knochenfische zu den kleinsten, welche wir kennen. Sie werden ganz passend als „stecknadelförmig" bezeichnet; nur muß man sich die Vergleichs-Stecknadel mit verhältnismäßig dickem, kugligem Kopfe denken — s. Fig. 13 u. 14, Perca fluviatilis. Bei manchen Species, s. Fig. 15 u. 16, Zoarces viviparus, hat der Kopf die Gestalt einer breitovalen Scheibe mit einer dellenförmigen, seichten Aushöhlung an einer Seite. Am hinteren Ende des Kopfes fand BALLOWITZ stets einen kleinen, besonderen

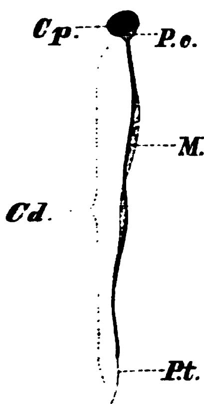


Fig. 13.

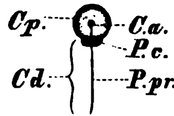


Fig. 14.

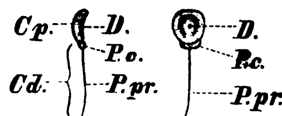


Fig. 15. Fig. 16.

Fig. 13. Spermium von Perca fluviatilis. *Cp.* Kopf (Caput), *Cd.* Schwanz (Cauda), *P. c.* Verbindungsstück des Schwanzes (Pars conjunctionis). *P. t.* Endstück des Schwanzes (Pars terminalis), *M.* Saum (BALLOWITZ).

Fig. 14. Vorderer Teil eines Spermium von Perca fluviatilis. Bezeichnungen wie in Fig. 13. Man sieht, wie das Verbindungsstück (*P. c.*) ein größeres Knöpfchen trägt, welches mit ihm durch einen Faden verbunden ist; letzterer dringt mit dem Knöpfchen *C. a.* scheinbar in den Kopf ein. *P. pr.* Hauptstück des Schwanzes (Pars principalis).

Fig. 15 u. 16. Spermien von Zoarces viviparus. Fig. 15 von der Kante, Fig. 16 von der Fläche gesehen. *D* Delle; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 13.

Fig. 13—15 nach BALLOWITZ (5 III), Taf. XI, Figg. 21, 45, 50 u. 52. Vergr. s. die Angabe zu Fig. 9.

Abschnitt, den er für das „Verbindungsstück" ansieht. Ich habe ihn danach auch in den hier reproduzierten Figuren mit *P. c.* bezeichnet. — Der Schwanz läßt bei manchen Species die Sonderung in ein langes „Hauptstück" und ein kurzes „Endstück" deutlich erkennen (Fig. 13). Am Hauptstück befindet sich bei mehreren der untersuchten Arten (Esox, Perca) ein einseitig demselben ansitzender Saum, ***M***, Fig. 13, welchen ich einem „Steuersaum" — s. das vorhin S. 100 u. 116 Gesagte — vergleichen möchte; ein „Nebenfaden", den man

erwarten sollte, fehlt; wenigstens ist er nicht erkennbar. Den Achsenfaden vermochte Ballowitz auch hier in Fibrillen zu zerlegen, jedoch nur in wenige; der Endfaden zerfiel nicht in feinere Fibrillen. Uebrigens ist der Achsenfaden der Teleostier schon an sich sehr dünn; im Hauptstück ist er mit einer zarten, homogenen Hülle versehen. Bei Zoarces und anderen besteht der Achsenfaden zunächst aus zwei parallel laufenden, stärkeren Fäden, von denen übrigens jeder sich noch einmal teilen kann.

Ob die Deutung des „Verbindungsstückes" als solches zutreffend ist, kann nicht eher entschieden werden, als bis eine genaue entwickelungsgeschichtliche Analyse der Knochenfischspermien vorliegt; bis jetzt fehlt eine solche. In Fig. 14 (von Perca) sieht man das bereits vorhin, S. 105 besprochene Verhalten abgebildet, welches sich auf den Ansatz des Schwanzstückes an den Kopf bezieht. Man erhält den Eindruck, als ob von dem Verbindungsstücke ein feiner Faden in den Kopf eintrete, der etwa in der Mitte desselben mit einem Endknöpfchen (*C. a*) endige. Das ist jedoch nur scheinbar: in Wahrheit liegt, wie schon S. 105 ausgeführt wurde, der Faden mit dem Endknöpfchen seitlich dem kugligen Kopfe an, in einer Delle desselben. Nun ist es mir wenigstens nicht unwahrscheinlich, daß *C. a.* einem vorderen Centrosom entspricht und der Faden zwischen *C. a.* und *P. c.* den Wert eines Centrosomfadens, nicht den eines Achsenfadens besitzt. Beides zusammen repräsentierte dann das Halsstück und *P. c.* (Fig. 14) wäre in der That das Verbindungsstück. Bei Leuciscus erwähnt jedoch Ballowitz unterhalb dieses dickeren Stückes *P. c.* noch einen länglichen, etwas verdickten Abschnitt des Schwanzes, der sich intensiver färbte, deutlich abgesetzt war und sehr an die länglichen Verbindungsstücke der Säugerspermien erinnerte (5 III, Anm. zu S. 238). Es sind auch für die Teleostier, wie gesagt, noch weitere spermiogenetische Untersuchungen nötig, ehe man eine sichere Deutung wird geben können.

VI. Dipnoi. Genauere Angaben über die Spermien der Lurchfische (Lepidosiren, Protopterus, Ceratodus) sind mir aus der mir zugänglichen Litteratur nicht bekannt geworden. Nur W. N. Parker (188), auf dessen Arbeit mich R. Semon aufmerksam machte, giebt eine Abbildung und kurze Beschreibung von den Protopterus-Spermien. Der Kopf sei möhrenförmig in eine lange Spitze auslaufend, ähnlich wie bei Bufo cinereus. Er trage, mittels eines kleinen Verbindungsstückes befestigt, zwei kurze dünne Schwanzfäden. Von einer diese Fäden verbindenden Membran, wie sie die Bufonenspermien auszeichnet, berichtet Parker nichts. Der Kopf mißt bei 10 μ größter Dicke, 40 μ Länge. — Aus dem Hoden von Protopterus annectens-Exemplaren, welche von Stuhlmann gesammelt und der Berliner anatomischen Anstalt überwiesen waren, gewann Dr. Kopsch die von ihm hier S. 127 in Fig. 17 A abgebildete Form. Der Kopf hatte eine mehr gedrungene Gestalt als in Parker's Abbildung und es war nur ein Schwanzfaden zu erkennen. — Aus den jüngst veröffentlichten Untersuchungen R. Semon's (551, S. 304 Anm.) führe ich an, daß bei Ceratodus forsteri die funktionierende Niere (i. e. die Urniere) als Ausführungsweg (dem Nebenhoden vergleichbar) für das Sperma dient. Zur Zeit der Geschlechtsreife sind bei den Männchen ein Teil der Malpighi'schen Körperchen und der Nierenkanälchen mit Spermien gefüllt. (Vgl. auch Zool. Anz., Bd. XXIV, No. 638, 11. März 1901.

VII. Amphibia. Von keiner Tierklasse bestehen so zahlreiche Litteraturangaben über die Spermien wie von den Amphibien; aber auch in keiner Klasse finden wir so hochentwickelte, auffallende und mannigfaltige Formen, wie hier.

Die Litteratur hat Ballowitz bis 1890 ziemlich vollständig gegeben, und ich darf wohl auf ihn (5, III) verweisen; ich will nur hervorheben, daß, außer Ballowitz selbst, insbesondere Spallanzani (238 b), J. N. Czermak (73 a), v. Siebold (238 a), Schweigger-Seidel (233), Jensen (121a, b), v. Valette St. George (249), Leydig (145a, 146), G. Retzius (244), W. Flemming (82), R. Fick (363), Mc Gregor (157) und Meves (167, 171) sich um die Kenntnis dieser merkwürdigen Spermienformen verdient gemacht haben.

Bei den Amphibien müssen wir zunächst deren beide Unterabteilungen, die Urodelen und Anuren, scheiden, indem deren Spermien große Differenzen aufweisen.

Die Urodelen (s. die Fig. 6 A u. B, Amphiuma means, und Fig. 17, Triton marmoratus) haben jene großen Samenfäden mit langen, pfriemenförmigen Köpfen, spießförmigen Perforatorien, großem Halsstücke, langen, mit einer so charakteristischen undulierenden Bewegungsmembran versehenen Schwänzen, wie sie in allen Einzelheiten schon vorher beschrieben worden sind; auch das Schema Fig. 6 ist zumeist nach dem Verhalten der Urodelenspermien entworfen. So kann hier auf eine weitere Beschreibung verzichtet werden. Es wäre noch zu Fig. 17 nachzutragen, daß nach Ballowitz bei einigen Formen an der undulierenden Membran eine Art Verdickung sich bemerklich macht (*l. l. l. l.* in Fig. 17), die Ballowitz als eine protoplasmatische Bildung auffaßt und sie als „Plasmafaden“ bezeichnet. Dieser Faden färbt sich ebenso intensiv wie der Randfaden.

Unter die bei der Spermiogenese mitgeteilten Figuren habe ich dann noch eine in der Ausführung etwas veränderte halbschematische Figur (49 m_1) eines Spermium von Salamandra maculosa nach Meves (171) aufgenommen, auf welche hier gleichfalls verwiesen werden mag.

Nach E. Neumann (182) treten bei Salamandra maculosa, wenn man Kochsalztrockenpräparate der Spermien mit Lugol'scher Lösung behandelt, im Kopfe eine große Anzahl von dunkelrandigen, fettglänzenden Kügelchen auf, die dichtgedrängt in einer hyalin erscheinenden Substanz liegen; beim Frosch werden diese Bildungen vermißt. Die Bedeutung dieser Erscheinung ist noch nicht bekannt.

Die Anuren zeigen noch eine größere Mannigfaltigkeit der Formen, als die Urodelen, wie die hier mitgeteilten Figg. 18—23 ergeben.

Das (nach Ballowitz) in Fig. 18 dargestellte Spermium von Pelobates fuscus erinnert in der Bildung seines Kopfstückes an die Selachier; dasselbe stellt einen spiralig gewundenen Cylinder dar. Ob, wie Ballowitz meint, ein Verbindungsstück fehlt, darüber können erst weitere spermiogenetische Untersuchungen entscheiden. Das vordere Ende des Kopfes zeigt sich weit resistenter und färbt sich nicht in Anilinfarben und in Alaunkarmin, wie es der folgende Kopfabschnitt thut; er ist daher als Perforatorium zu bezeichnen und umfaßt wohl auch das Vorderstück des Kopfes, wenn wir ein solches hier annehmen

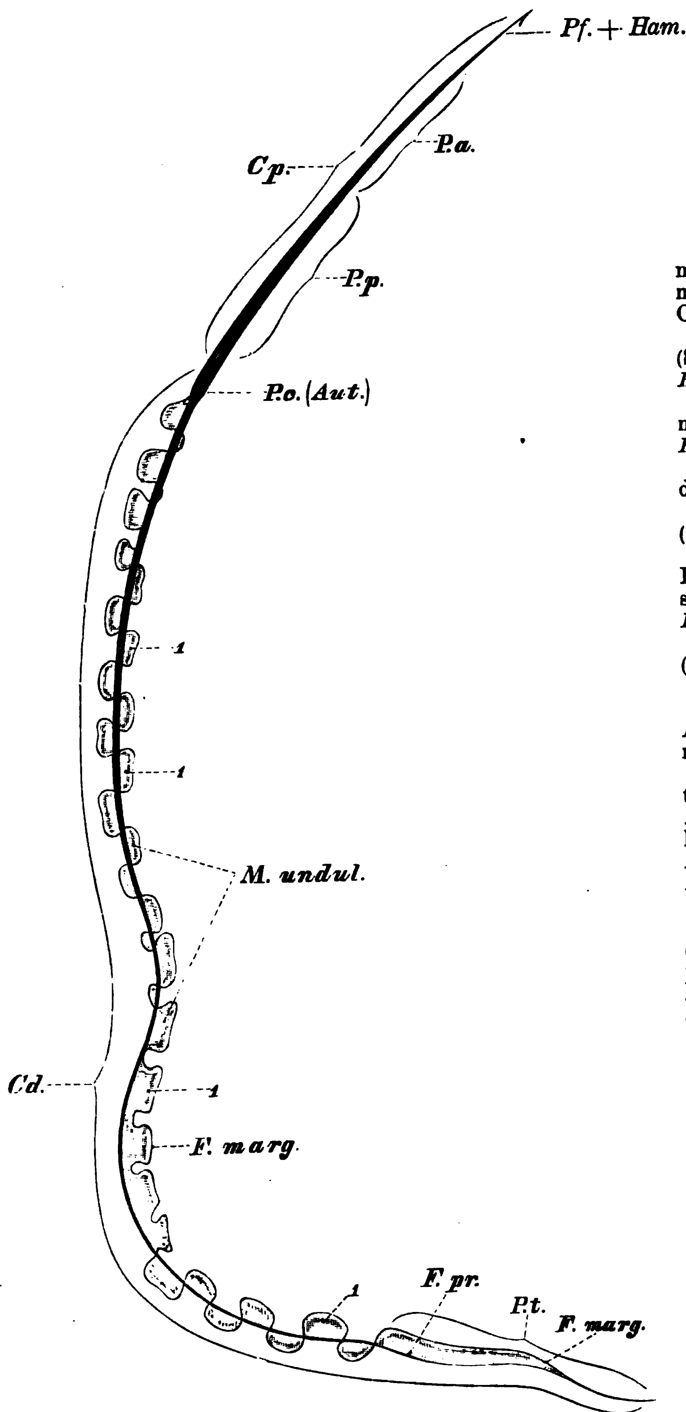


Fig. 17.

Fig. 17. Spermium von Triton marmoratus. *Cp* Caput (Kopf), *Cd.* Cauda (Schwanz), *Pf.* + *Ham.* Hamulus (Perforatorium mit Widerhaken), *P. a.* Vorderstück (Pars anterior) des Kopfes, *P. p.* Hinterstück (Pars posterior) des Kopfes. Beide sind nicht scharf getrennt. *P. c. (Aut.)* Verbindungsstück (Pars conjunctionis) der Autoren, *M. undul.* Wellenmembran (Membrana undulatoria), *F. marg.* Randfaden (Filum marginale), *1. 1. 1. 1.* Plasmafaden (Ballowitz), *F. pr.* Achsenfaden (Filum principale) des Schwanzes, *P. t.* Endstück (Pars terminalis) des Schwanzes. (Nach Ballowitz [5, III], Taf. XII, Fig. 55.) Vergr. s. die Angabe zu Fig. 9.

wollen. — Die einfache Geißel ist dünn, zerfällt aber bei der Maceration in 3—4 Fibrillen, die von einer augenscheinlich nur sehr schwachen Hülle zusammengehalten werden. Ein Endstück hebt sich nicht ab.

In Fig. 19 gebe ich das Gesamtbild einer der sehr merkwürdigen Spermien von Bombinator igneus nach v. LA VALETTE ST. GEORGE (249, I) und in Fig. 20 ein Schema des Vorderkopfes dieses Spermium, wie ich es nach den Angaben von IVAR BROMAN (59) entworfen habe, um die eigenartigen Verhältnisse des Perforatorium und der Centrosomen zu zeigen.

Wir finden bei der Feuerkröte (Unke), obwohl sie mit Pelobates (Teichunke, Wühlkröte) zu derselben Familie (Pelobatiden) gezählt wird, eine gänzlich abweichende Spermienform, wie sie sonst, so weit wir wissen, bei den Vertebraten *nicht* wieder vorkommt. Der Kopf hat die Form eines gebogenen, spindelförmigen Stabes, in dessen Mitte ein dünneres Stäbchen liegt, welches am vorderen Ende als spießförmiges Perforatorium hervortritt — *Cp* und *Cp. (Pf) I, Cp (Pf) II* in Fig. 19 und 20. In Fig. 20, wo nur ein Teil des Kopfes dargestellt ist, sieht man die Lage des

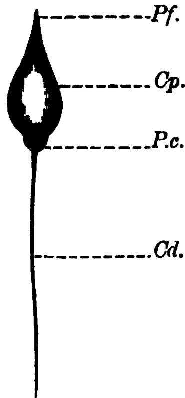


Fig. 17 A.

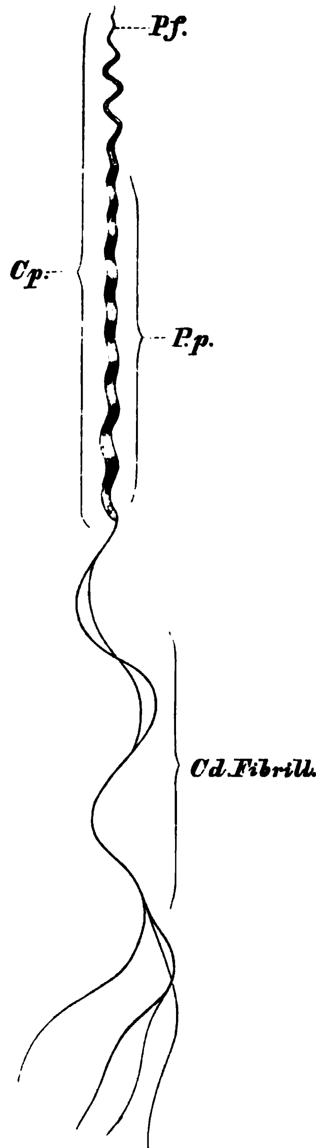


Fig. 18.

Fig. 17 A. Spermium von Protopterus annectens. KOPSCH praep. et del. Vergr. 1500. *Pf.* Perforatorium. *Cp.* Caput (Kopf). *P.c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück). *Cd.* Cauda (Schwanz).

Fig. 18. Spermium von Pelobates fuscus. *Cp.* Caput (Kopf), *Pf.* Perforatorium, *P. p.* Hinterstück (Pars posterior) des Kopfes, *Cd. Fibrill.* Fibrillen des Schwanzes. (Nach BALLOWITZ [5, III, Taf. XII, Fig. 54].) Vergr. s. die Angabe zu Fig. 9.

Spießes mitten im Kopfe (Binnenspieß), wie es durch Querschnitte (I. BROMAN) erwiesen wird, sein hinteres abgeschnittenes Ende, *Cp.* (*Pf*) *III*, und den vorn vortretenden Außenspieß (Perforatorium). Vom Kopfe hebt sich an dessen konkaver Seite in der Mitte ein mehr nach vorn dicht an ihm herablaufender Achsenfaden (*F. princ.*) ab, indem letzterer sich von der Mitte an stärker als der Kopf, jedoch auch nach derselben Seite hin krümmt; dieser Faden trägt die Wellenmembran mit derem Randfaden, und wurzelt vorn mit diesem zusammen in einem kleinen, runden Knöpfchen, dem hinteren Centrosom, vor welchem dicht

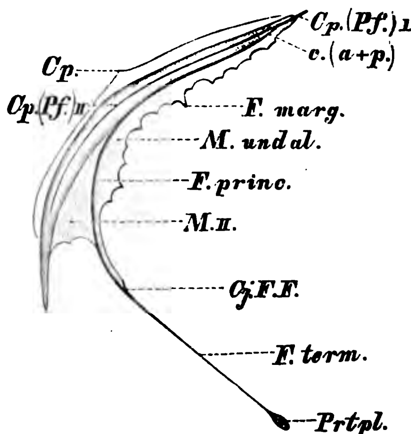


Fig. 19.

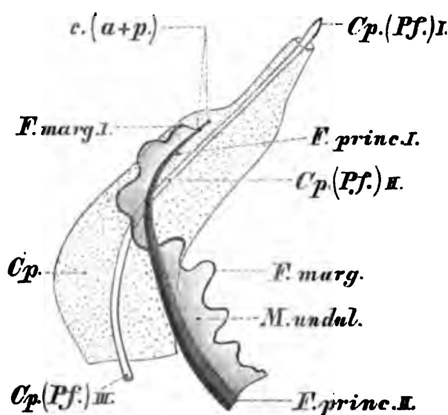


Fig. 20.

Fig. 19. Spermium von Bombinator igneus. *Cp* (*Pf*) *I* freiliegender Teil des Perforatoriums (Außenspieß), *Cp* (*Pf.*) *II* im Kopfe liegender Teil des Perforatoriums (Binnenspieß), *c* (*a* + *p*) Centrosoma anterius + posterius (vorderes und hinteres Centrosom), *Cp.* Kopf, *F. marg.* Randfaden, *M. undul.* Wellenmembran, *F. princ.* Hauptfaden, *M. II* membranöse Verbindung zwischen hinterem Ende des Kopfes und dem Hauptfaden, *Cj. F. F* Vereinigungsstelle von Rand- und Hauptfaden, *F. term.* Endfaden, *Prtpl.* Protoplasmarest. Nach v. LA VALETTE ST. GEORGE (249, I, Taf. 24, Fig. 4) und IVAR BROMAN (59) kombiniert.

Fig. 20. Vorderes Ende eines Bombinatorspermium, halbschematisch, zur besseren Klarstellung des Verhaltens der Fäden. Bezeichnungen wie in Fig. 19. Außerdem *F. princ. I* vorderer Teil des Hauptfadens, *F. princ. II* hinteres, abgeschnittenes Ende desselben, *F. marg. I* Beginn des Randfadens am hinteren Centrosom, *F. marg.* Randfaden in der Mitte, *Cp.* (*Pf.*) *III* Schnittende des Binnenspießes. Ueber die Vergrößerung der Fig. 19 fehlt die Angabe; Fig. 20 ist bezügl. der Vergrößerung willkürlich gezeichnet.

dabei ein zweites Knöpfchen, das vordere Centrosom, gelegen ist, mit dem aber die Fäden direkt keine Verbindung eingehen. In dieser Lage der Centrosomen in der Nähe des vorderen Kopfendes liegt nun die bemerkenswerte Eigentümlichkeit des Bombinatorspermium; sie erinnert, s. w. unten, an das Verhalten der Pflanzenspermien. Zwischen Kopf und Achsenfaden ist (Fig. 19) eine membranöse Bildung, *M II*, ausgespannt, welche wohl in die Kategorie der Steuermembranen zu zählen ist. Bei *Cj. F. F* treffen Rand- und Achsenfaden zusammen und die Fortsetzung des Fadens ist als „Endfaden", *F. term.*, aufzufassen;

derselbe trägt am Ende ein Stückchen protoplasmatischer Substanz, wie dies bei den Unkenspermien häufiger gefunden wird.

Die Spermien der Bufoniden sind genau von v. LA VALETTE ST. GEORGE (249, S. 385), SPENGEL (Urogenitalsystem der Amphibien, Arb. aus dem zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. III, 1876—77,

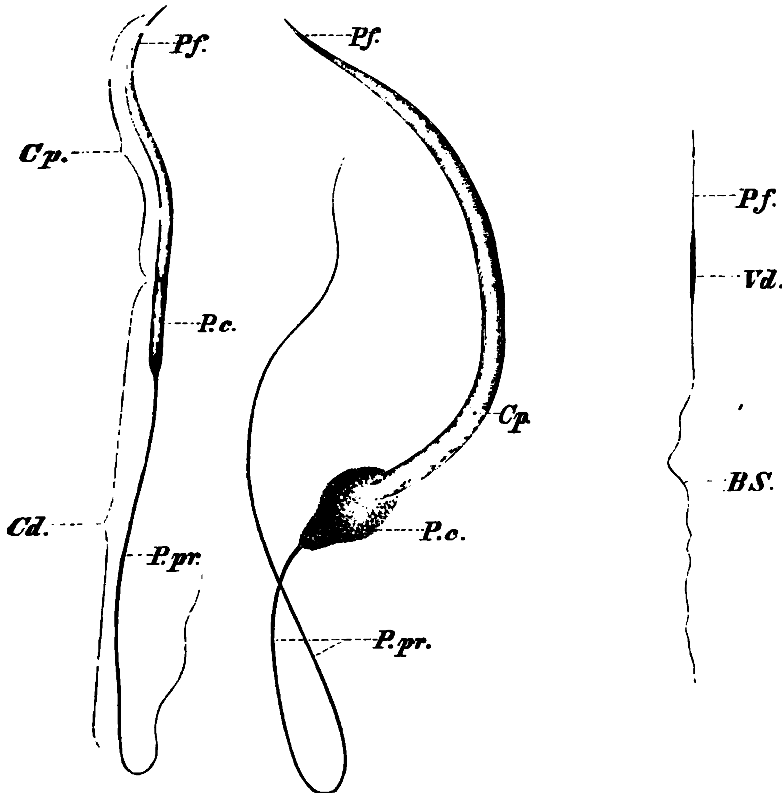


Fig. 21. Fig. 22. Fig. 23.

Fig. 21. Spermium von Hyla arborea. *Pf.* Perforatorium. *Cp.* Caput (Kopf). *P.c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück). *Cd.* Cauda (Schwanz). *P. pr.* Pars principalis (Hauptstück) des Schwanzes.

Fig. 22. Riesenspermium von Hyla arborea. Bezeichnungen wie in Fig. 21. Figg. 21 u. 22 nach v. LA VALETTE ST. GEORGE, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. Taf. XV, Fig. 13 u. 16. Maßstab 3 : 0,00175.

Fig. 23. Isoliertes Perforatorium (Spieß) von Triton taeniatus nach BALLOWITZ (5, III). Mantelschicht des Perforatorium und des Kopfes durch Maceration entfernt. Es bleiben: *Pf.* Perforatoriumrest (Außenspieß). *Vd.* verdickte Stelle am Uebergange des Außenspießes in *BS.*, den Binnenspieß. Vergr. s. Fig. 9.

S. 100), LEYDIG (155a), PFLÜGER (Unters. über die Bastardierung der anuren Batrachier etc., Arch. f. die ges. Physiol., Bd. XXXII, 1883, S. 550), JENSEN (121) und BALLOWITZ l. c. untersucht worden, und es ergeben sich bei Bufo vulgaris, cinereus und calamita, wenigstens in der Gesamtform, Aehnlichkeiten sowohl mit Alytes obstetricans, welche Art den Pelobatiden näher steht, als auch, abge-

sehen von der Schwanzmembran, mit den Raniden und den Discodactylen (Hyla), s. Figg. 21 u. 22. Die Köpfe sind lang und pfriemenförmig, indem sie in eine mehr oder weniger fein ausgezogene Spitze auslaufen (*Pf.*). Bei allen läßt sich ein deutliches Verbindungsstück (*P. c.*) erkennen, dessen genauere Analyse jedoch noch erforderlich ist, um es richtig deuten zu können. Der Schwanzfaden, an welchem keine scharfe Abgrenzung in Haupt- und Endstück sich zeigt, ist lang und dünn, jedoch im Verhältnis zum Kopfe kürzer als bei den meisten übrigen Spermien. Bei Alytes und den Bufoniden besteht er aus 2 Fäden, die durch eine dünne Membran zusammengehalten werden und zum Ende hin miteinander verschmelzen. Der eine Faden ist dünner und verläuft gerade, der andere ist dicker und verläuft mit dem an ihm haftenden Abschnitte der Membran leicht gewunden.

Ueber die Deutung dieser Teile herrscht eine Meinungsverschiedenheit zwischen Leydig und v. la Valette St. George. Ersterer, dem sich Ballowiz nach seinem Befunde bei Alytes anschließt, meint, daß die Membran eine Membrana undulatoria und der stärkere Faden ein Randfaden, der schwächere ein Achsenfaden sei. v. la Valette St. George nimmt die beiden Fäden für gleichwertig, die Membran würde somit eher einer Steuermembran gleichzusetzen sein. Ich muß mich bei dem Mangel eigener ausreichender Untersuchungen eines Urteiles enthalten.

Die Spermienköpfe der Raniden sind mehr walzenförmig, vorn ein wenig verjüngt und mit einem Spitzenknöpfchen versehen. — Die Spermien der Amphibien sind wohl, namentlich bei den Urodelen und einigen Anuren, z. B. Discoglossus (Spengel), die größten Wirbeltierspermien.

Ueber die in Fig. 22 abgebildeten „Riesenspermien“, welche bei den Amphibien besonders häufig zu sein scheinen, s. w. u. — In Fig. 23 ist (nach Ballowitz) ein isoliertes Perforatorium von Triton abgebildet zum Vergleich mit der gleichen Bildung bei Bombinator; es ist darüber bereits früher S. 106 gehandelt worden.

VIII. **Reptilia.** Ueber das Sperma der Reptilien berichten Leuckart (Art. „Zeugung“ im Handwörterbuch der Physiologie), Leydig (145, 146), Jensen (121), Prenant (202) — Gecko communis — Ballowitz (5 III) — Lacerta agilis und vivipara, Anguis fragilis Psammodromus hispanicus, Coluber natrix, Vipera berus und Testudo mauritanica, — Voeltzkow (716) — Crocodilus madagascariensis — Gakutaro Osawa (187) — Hatteria punctata.

Nach den vorhandenen Abbildungen, von denen ich (nach Ballowitz) die Figg. 24—28 einschließlich wiedergebe, haben die Reptilien-Spermien bei allen den untersuchten Arten nahezu dieselbe Form. Die Köpfe sind länglich-pfriemenförmig mit vorderer feiner Spitze (Perforatorium, *Pf.*), welches an allen deutlich ist. Es folgt darauf ein als „Verbindungsstück“ bezeichneter Abschnitt, in welchem in einigen der Ballowitz'schen Figuren deutlich zwei kleine knopfartige Gebilde hervortreten, die ich keinen Anstand nehme als vorderes und hinteres Centrosom, ***c.a.*** und ***c.p.***, anzusprechen, s. Fig. 24, 25 u. 26. In Fig. 26 erscheint mir allerdings die Bezeichnung ***c.p.*** (Centrosoma posterius) für das weit zurückliegende Körperchen zweifelhaft; dies könnte auch ein Hüllenbrocken sein. In Fig. 27 sieht man eine lang ausgezogene spiralige Bildung an der mit ***P. c.*** (Pars conjunctionis)

bezeichneten Strecke. Ich bin auch hier im Zweifel, ob die Bezeichnung *P. c.* für diese ganze Strecke gelten kann, da, wie wir vorhin bemerkten, auch am Hauptstücke Spiralbildungen vorkommen. Ein Endfaden ist nicht immer deutlich abgesetzt; wenn vorhanden, dann ist er sehr kurz; ich meine, ihn auch in der Fig. 26 zu erblicken, obwohl Ballowitz ihn in dieser Figur nicht besonders bezeichnet hat.

Als Besonderheiten seien noch folgende erwähnt: Die Spermien der Crocodilinen unter den Hydrosauriern sind wohl am wenigsten bekannt. Völtzkow sagt in seiner kurzen Notiz, l. c., daß sie die Form kleiner Nematoden hätten, in der Mitte verdickt und nach beiden Enden hin spitz ausgezogen seien; eine Kopfverdickung sei nicht vorhanden (! m); sie hätten eine äußerst lebhafte Bewegung gezeigt. Hiernach würden die Crocodilina eine von den übrigen Reptilien abweichende Spermienform besitzen.

Die Köpfe, wie auch die Verbindungsstücke quellen in Kochsalzlösungen stark auf (Fig. 24 u. 25); es erscheint dann

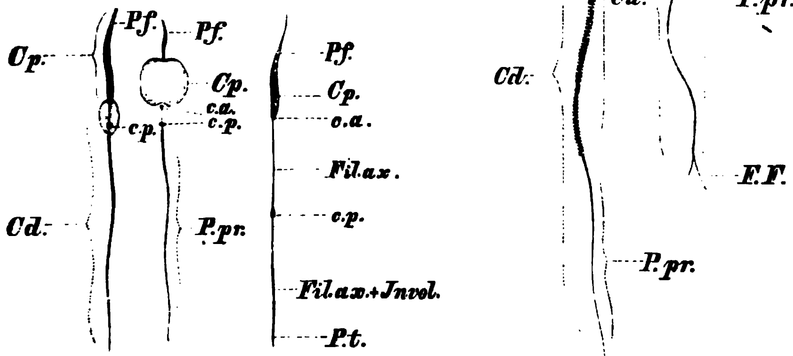


Fig. 24. Fig. 25. Fig. 26. Fig. 27. Fig. 28.

Fig. 24. Spermium von Lacerta agilis: Hülle des Verbindungsstückes gequollen. *Pf.* Perforatorium. *Cp.* Kopf. *c. p.* Centrosoma posterius; von diesem zieht zum Kopf ein feiner Faden, um beides eine feine (gequollene) Hülle. *Cd.* Schwanz.

Fig. 25. Spermium von Lacerta agilis: Kopf *(Cp.)* stark gequollen. *Pf.* Perforatorium. *c. a.* Centrosoma anterius. *c. p.* Centrosoma posterius. *P. pr.* Hauptstück des Schwanzes. Die Hülle um die beiden Centralkörper fehlt.

Fig. 26. Spermium von Psammodromus hispanicus. *Pf.* Perforatorium. *Cp.* Kopf. *c. a.* Centrosoma anterius. *Fil. ax.* Achsenfaden (Filum axiale) von seiner Hülle befreit. *c. p.* Centrosoma posterius (?). *Fil. ax.* + *Invol.* Achsenfaden samt seiner Hülle (Filum axiale + Involucrum). *P. t.* Endstück des Schwanzes (Pars terminalis).

Fig. 27. Spermium von Coluber natrix. *Cp.* Kopf. *Pf.* Perforatorium. *c. a.* Centrosoma anterius. *P. c.* Verbindungsstück (Pars conjunctionis) mit Spirale. *P. pr.* Hauptstück des Schwanzes *(Cd.)*. Ein Endstück ist nicht deutlich zu unterscheiden.

Fig. 28. Spermium von Testudo mauritanica. *Cp.* Kopf. *Cd.* Schwanz. *Pf.* Perforatorium. *c. a.* Centrosoma anterius. *P. c.* Verbindungsstück (gequollen, mit Querlinien.) *P. pr.* Hauptstück und Endstück des Schwanzes; das Endstück in zwei Fibrillen *(F. F.)* zerfallen. (Fig. 24—28 nach Ballowitz 5 III, Taf. XII; Vergr. vgl. die Angabe zu Fig. 9.)

deutlich der feine die beiden Knöpfchen verbindende Faden. Ferner läßt sich, so wie auch färberisch, das Vorderstück des Kopfes mit dem Perforatorium von einem Hinterstücke unterscheiden; auch eine dunklere festere Rindenschicht von dem leichter quellenden Centrum.

Sehr bemerkenswert sind die am Verbindungsstücke bei Maceration auftretenden Querlinien (Fig. 28), die nach Ballowitz auf einen Spiralfaden zurückzuführen wären. Auch an der Rindenschicht der Köpfe treten solche Querzeichnungen auf — s. die Spermien der Vögel (Leydig, Prenant, Ballowitz, l. c.). Einen feineren fibrillären Zerfall des Achsenfadens konnte letzterer nicht nachweisen; nur den Endfaden fand er mitunter gegabelt (Fig. 28). Einen Doppelfaden (Jensen bei Vipera berus) und einen Hautsaum (Leydig bei Lacerta agilis) stellt Ballowitz in Abrede. Ich habe derartige Bildung gleichfalls vermißt.

IX. **Aves.** Die Spermien der Vögel gehören seit den umfassenden Untersuchungen von Ballowitz, der nicht weniger als 42 Arten aus allen Ordnungen — nur die Ratiten fehlen — bearbeitet hat, zu den bestgekannten Objekten ihrer Art. Schon die älteren Autoren haben manche gute Angaben, insbesondere über die so auffallenden Formen der Singvögelspermien. Ich nenne Wagner und Leuckart (Todd's Cyclopädia) und Leuckart in Rud. Wagner's Handwörterbuch. Von neueren Forschern müssen vor allem Schweigger-Seidel (233), Jensen (121, 121a, 221b), v. Brunn (M. 2604) und v. la Valette St. George (Stricker's Handbuch der Gewebelehre) zitiert werden.

Man kann zwei Hauptformen der Vogelspermien unterscheiden, die einen, und zwar von der Mehrzahl der Ordnungen, schließen an die Reptilien an und sind hier durch die Fig. 30, 31 und 32 repräsentiert; die anderen dürften an die Selachier und Amphibien angereiht werden: es sind die Spermien der Singvögel (Passeres). Ueber die Spermien der Ratiten habe ich keine Angaben finden können.

Die Samenfäden der ersteren Form haben bei der weit überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Arten eine geringere Größe; der Kopf ist entweder länglich, pfriemenförmig (Fig. 30, 31), oder stäbchenförmig (Fig. 32), öfters mit einem deutlichen Perforatorium (*Pf.*) versehen. Bei Vanellus, Larus, Milvus u. a. erscheint das letztere nach Ballowitz als kleines Knöpfchen; eine genauere Untersuchung ist für diese eigentümliche Bildung, deren Funktion nicht ersichtlich ist, noch erforderlich. Vielfach ergiebt sich bei Quellungspräparaten eine Trennung in eine Binnenmasse und eine Rindenschicht, in welcher Querschattierungen auftreten; auch ein Knöpfchen, „Endknöpfchen“, Ballowitz, wird am Beginne des Achsenfadens, da, wo er sich an den Kopf ansetzt, sichtbar. Am Verbindungsstücke, *P. c.*, treten durchweg spiralige Bildungen auf, die wegen ihrer Zartheit und leichten Zerstörbarkeit schwierig auf ihre wahre Natur zu untersuchen sind (Fig. 31 u. 32). Sie erscheinen als Querstreifen oder Querriefeln, die manchmal auch deutlich als enge Spiralen erkannt werden können. Ballowitz (l. c. S. 442) spricht als das Ergebnis seiner Untersuchungen aus, „daß es sich um einen zarten, sehr schmalen, protoplasmatischen, leicht vergänglichen, um den Achsenfaden in engen Touren gewundenen Spiralsaum handle, dessen Windungen am reifen Spermatosom durch mehr weniger ausgebildete Zwischensubstanz untereinander verbunden werden“. — An manchen

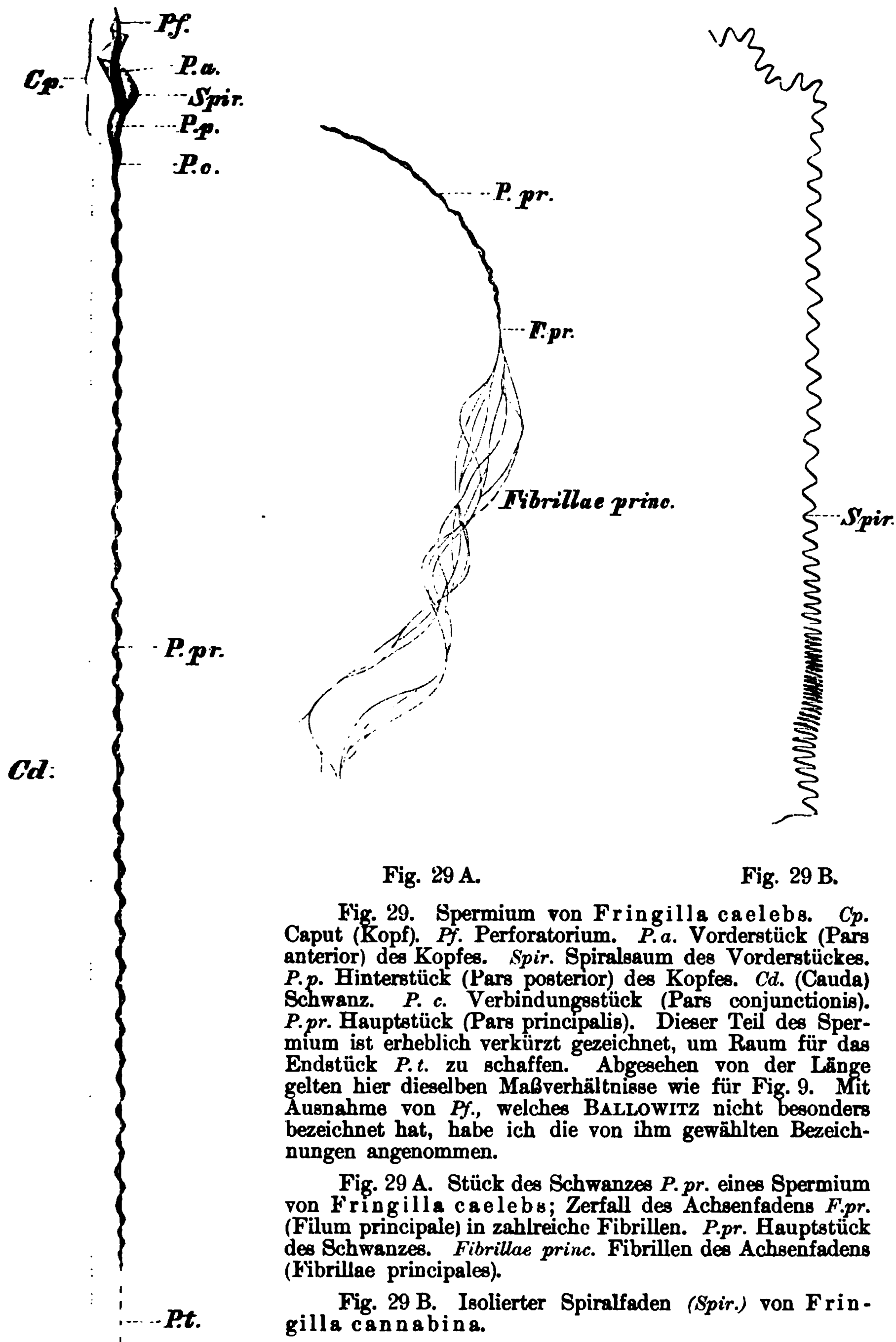


Fig. 29 A. Fig. 29 B.

Fig. 29.

Fig. 29. Spermium von Fringilla caelebs. *Cp.* Caput (Kopf). *Pf.* Perforatorium. *P.a.* Vorderstück (Pars anterior) des Kopfes. *Spir.* Spiralsaum des Vorderstückes. *P.p.* Hinterstück (Pars posterior) des Kopfes. *Cd.* (Cauda) Schwanz. *P. c.* Verbindungsstück (Pars conjunctionis). *P.pr.* Hauptstück (Pars principalis). Dieser Teil des Spermium ist erheblich verkürzt gezeichnet, um Raum für das Endstück *P.t.* zu schaffen. Abgesehen von der Länge gelten hier dieselben Maßverhältnisse wie für Fig. 9. Mit Ausnahme von *Pf.*, welches Ballowitz nicht besonders bezeichnet hat, habe ich die von ihm gewählten Bezeichnungen angenommen.

Fig. 29 A. Stück des Schwanzes *P.pr.* eines Spermium von Fringilla caelebs; Zerfall des Achsenfadens *F.pr.* (Filum principale) in zahlreiche Fibrillen. *P.pr.* Hauptstück des Schwanzes. *Fibrillae princ.* Fibrillen des Achsenfadens (Fibrillae principales).

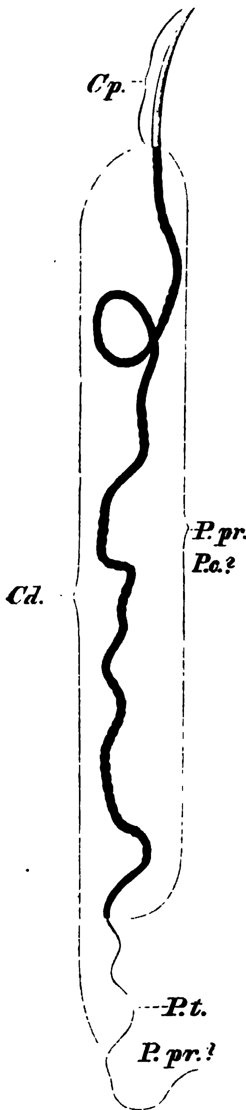
Fig. 29 B. Isolierter Spiralfaden *(Spir.)* von Fringilla cannabina.

Fig. 29—29 B aus Ballowitz (5 I), Taf. XIV u. XVI. Fig. 29 ist aus Fig. 1 u. 3 der Taf. XIV kombiniert, Fig. 29 A = Fig. 24 bei Ballowitz, Fig. 29 B = Fig. 62 bei Ballowitz, aber etwa um die Hälfte verkürzt.

der von BALLOWITZ gegebenen Abbildungen ist auch am hinteren Ende des Verbindungsstückes ein Knöpfchen zu sehen. Man darf dieses Knöpfchen sowohl, wie das vorhin erwähnte „Endknöpfchen“ als Centrosomen ansprechen.

Das Hauptstück dieser Spermien ist verhältnismäßig lang und dabei sehr dünn, immer aber sehr viel winziger als bei den Singvögelspermien. Ein Endstück läßt sich mit Sicherheit nicht abgrenzen. An allen Geißeln gelang es BALLOWITZ, die Zusammensetzung aus feineren Fibrillen nachzuweisen.

Eine besondere Form haben in dieser Gruppe die Spermien der Columbinae (Fig. 30). Zunächst sind sie ansehnlich groß; ihr langer, pfriemenförmiger Kopf ist säbelförmig gekrümmt mit feiner Spitze. Darauf folgt als weitaus



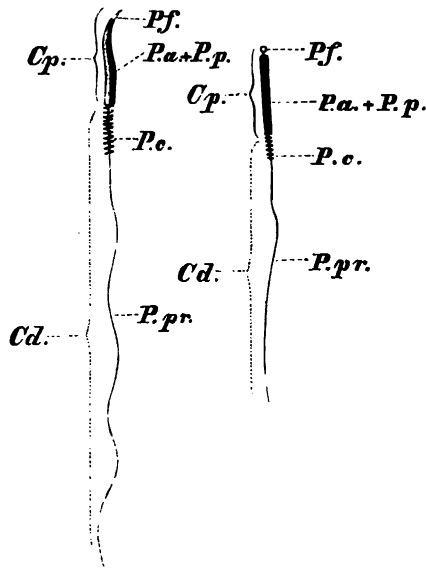


Fig. 30. Fig. 31. Fig. 32.

Fig. 30. Spermium von Columba domestica. *Cp.* Kopf (Caput). *Cd.* Schwanz (Cauda). *P.pr.* Hauptstück (Pars principalis) des Schwanzes. *P.t.* Endstück (Pars terminalis) des Schwanzes. Diese Bezeichnungen sind nach BALLOWITZ' erster Deutung gewählt, es sind jedoch mit Fragezeichen die späteren Deutungen *P.c.?* und *P.pr.?* hinzugesetzt.

Fig. 31. Spermium von Caprimulgus europaeus. *Cp.* Caput (Kopf). *Pf.* Perforatorium. *P.a.* + *P.p.* die vereinigten beiden Stücke des Kopfes (Pars anterior + Pars posterior). *P.c.* Verbindungsstück. *P.pr.* (Pars principalis) Hauptstück des Schwanzes (*Cd.*).

Fig. 32. Spermium von Vanellus cristatus. Bezeichnungen wie in Fig. 31.

Fig. 30—32 aus BALLOWITZ (5 I). Fig. 30 = Fig. 91, Taf. XVII, Fig. 31 kombiniert aus Fig. 85 u. 86 der Taf. XVII, Fig. 32 kombiniert aus Fig. 117 u. 120 der Taf. XVIII. Vergrößerung s. die Angabe bei Fig. 9.

längster Teil des Spermium ein dickes, sich vielfach windendes Schwanzstück, welches sich in Gentiana lebhaft färbt (ähnlich auch der Kopf, der hier nur, der Unterscheidung wegen, heller gehalten ist). Das Ende der Geißel beginnt mit scharfem Absatz als feiner Faden. Ueber die Deutung der einzelnen Teile s. w. u.

Völlig abweichend und in ganz eigenartiger Form zeigen sich die sehr großen, insbesondere sehr langen Spermien der Singvögel (Passeriden) — s. die Figg. 29, 29 A u. 29 B. Der Kopf ist pfriemenförmig, und mit einem feinen Spiralsaume versehen. Der Kopf ist entweder selbst leicht schraubenförmig gewunden und dazu noch von dem deutlich abgesetzten Spiralsaum umgeben (s. Fig. 29, Fringilla), oder aber die Windungen des Kopfes fallen mit denen des Saumes zusammen (Muscicapa u. a.), und dann erscheint das Ganze wie eine — relativ gesprochen — große Schraube. Weiterhin lassen sich am Kopfe ein sehr fein auslaufendes Vorderstück, *P.a.*, dessen Spitze ich als Perforatorium deute, und ein kürzeres Hinterstück, *P.p.* unterscheiden. Kernfärbungen treffen nur das letztere, welches sich auch als das resistentere erweist.

Als Verbindungsstück deutet Ballowitz einen dickeren, unmittelbar auf den Kopf folgenden Teil des Schwanzes (*P.c.* Fig. 29). Bei Fringilla setzt sich dieses Stück nicht deutlich von dem folgenden, mit einem charakteristischen Spiralsaume umgebenen Teile des Schwanzes ab, wohl aber bei Muscicapa u. a. Hier ist auch in Form einer Lücke, durch welche Ballowitz den „Achsenfaden" zum Kopfe hin treten sah, ein „Hals" vorhanden (zwischen Kopf und Verbindungsstück). Am vorderen Ende des Achsenfadens war auch ein „Endknöpfchen" deutlich; am hinteren Ende des Verbindungsstückes sieht man an den Ballowitz'schen Abbildungen nichts dergleichen; ich habe auch nichts davon bemerkt.

Sehr merkwürdig ist nun der als „Hauptstück", *P.pr.*, zu bezeichnende auffallend lange Teil der Geißel durch die ihn umwickelnde Spiralbildung. Ballowitz bezeichnet dieselbe bald als „Spiralfaden", bald als „Spiralsaum". Bei Macerationen löst sich diese Bildung leicht los und schnurrt zusammen; sie erscheint dann deutlich als Faden. Häufig werden auch isolierte derartige Fäden bei frischen Spermapräparaten der Singvögel gefunden. Ballowitz meint, daß der Faden durch eine protoplasmatische Hülle an den Achsenfaden geheftet sei; eine Membran zwischen Spiralfaden und Achsenfaden scheint es nicht zu geben. Der Spiralfaden zerbröckelt leicht und zerfällt nicht in Elementarfibrillen, wogegen letzteres am Achsenfaden sich in seltener Deutlichkeit, s. Fig. 29 A, zeigt; 7—10 solcher Fibrillen — ob es sämtlich Elementarfibrillen waren, ist natürlich nicht auszumachen — wurden gezählt.

Bei Oriolus, Lanius und Corvus ist kein Spiralfaden am Hauptstücke zu entdecken, obwohl sonst die Spermien denen der übrigen Passeriden gleichen; hier kann auch kein Endstück unterschieden werden, welches sonst deutlich abgesetzt ist, jedoch ohne Spirale, s. Fig. 29.

In den Figurenbezeichnungen bin ich meist den Deutungen gefolgt, welche Ballowitz giebt. Bei den Columbinen wirft sich insbesondere die Frage auf, ob der lange vordere, in Fig. 32 dunkel gehaltene Abschnitt des Schwanzes das Verbindungsstück oder das Hauptstück sei. Ich habe beide Bezeichnungen in der Figur hinzugesetzt. Ballowitz,

welcher in seiner früheren Abhandlung (5 I) das in Rede stehende Stück als Hauptstück (*P.pr.*) aufgefaßt hatte, neigt in der späteren Veröffentlichung (5 III) nach den Befunden bei den Schlangenspermien dazu, es als Verbindungsstück *P.c.* anzusehen. Ich muß wiederholt darauf hinweisen, daß wir zu einer sicheren Deutung erst kommen, wenn für die einzelnen Spermienformen eine histogenetische Analyse vorliegt, wie wir sie Meves, Benda u. a. für die Säugerspermien und für Salamandra verdanken.

X. Mammalia. Wenn man von den gleich zu beschreibenden merkwürdigen Formen der Beuteltierspermien absieht, dann zeigen die Samenfäden der Säuger im Gesamthabitus eine große Aehnlichkeit. Sie sind klein; der Kopf ist, von der Fläche gesehen, meist rundlich-scheibenförmig, vorn zugeschärft, nach hinten verdickt. Vielfach ist ein deutlicher Hals vorhanden, dem ein ebenso klar ausgesprochenes Verbindungsstück folgt. Auch Hauptstück und Endstück des Schwanzes sind gut geschieden; der Achsenfaden ist fibrillär, auch im Endstücke (Ballowitz). [Fig. 43 A u. B.]

Da wir in der allgemeinen Schilderung der Spermien S. 103 ff. uns meist an die Säugetierspermien gehalten haben, so wäre es überflüssig, hier eine eingehendere Schilderung zu geben. Es sollen deshalb die einzelnen Ordnungen nur kurz an der Hand der Figuren besprochen werden, wobei insbesondere bei den Spermien von Cavia cobaya das, was noch in der früheren Schilderung fehlte, nach den trefflichen Meves'schen Figuren zu ergänzen ist.

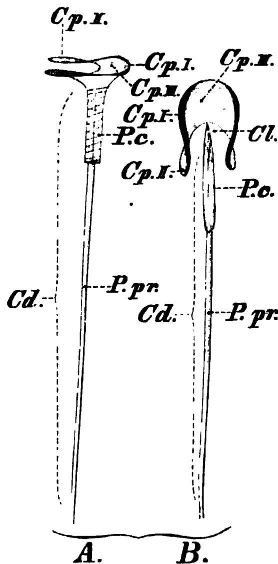


Fig. 33 A. Fig. 33 B.

Ueber die Spermien der Monotremen vermag ich leider nichts beizubringen; in der mir zugängigen Litteratur fand ich nichts, da v. Bardeleben (15—17) keine reifen, ausgebildeten Formen beschreibt und ich für eigene Untersuchungen kein Material von diesen seltenen Tieren zur Verfügung hatte.

Spermien von Beuteltieren sind in den Figuren 33 A und B von Metachirus quica (nach Fürst 90) und 34 B und A von Didelphys virginiana (nach Selenka — M. 914 bis 916) wiedergegeben. Außerdem beschreibt Fürst noch die Samenfäden von Phascogale albipes (Phascologale albipes). Die Spermien von Metachirus quica haben einen halbkreis-scheibenförmigen Kopf, vorn konvex, hinten konkav, und in zwei Schenkel auslaufend. Der vordere und seitliche Rand, *Cp. I* in der Figur, und die beiden Schenkel, *Cp. II*, sind dunkler, stärker licht-

Fig. 33 A. Spermium von Metachirus quica (Marsupialia) nach Karl M. Fürst (90 — Taf. XIX, Fig. 34), Seitenansicht. *Cp. I* Vorderseitenteil des Kopfes. *Cp. II* Kopfschenkel. *Cp. III* Mittelteil des Kopfes (Partes laterales, Crura capitis, Pars intermedia capitis). *Cd.* Cauda (Schwanz). *P. c.* Pars conjunctionis cum filo spirali (Verbindungsstück mit Spirale). *P.pr.* Pars principalis (Hauptstück).

Fig. 33 B. Spermium von Metachirus quica (Marsupialia) nach Karl M. Fürst (90 — Taf. XIX, Fig. 35), Flächenansicht. Bezeichnung wie in Fig. 33 A. Vergr. für Fig. 33 A und B: Leitz, homog. Immers. $^1/_{16}$, Okul. II.

brechend, das Mittelstück des Kopfes ist zarter, heller, *Cp. III.* Die Schenkel sind um ihre eigene Achse nach der Medianlinie des Kopfes gedreht; so kommen die verschiedenen Bilder heraus, wie man sie in der Seitenansicht (Fig. 33 A) und in der Flächenansicht (33 B) wahrnimmt. Welcher Teil als Perforatorium wirkt, ist schwer zu sagen. — Der Schwanz inseriert mit einem fein zugespitzten Verbindungsstücke median am Kopfe. Das Verbindungsstück ist deutlich abgesetzt und zeigt spiralige Bildungen. Die Zeichnungen geben weiterhin nur ein Stück des Hauptfadens wieder

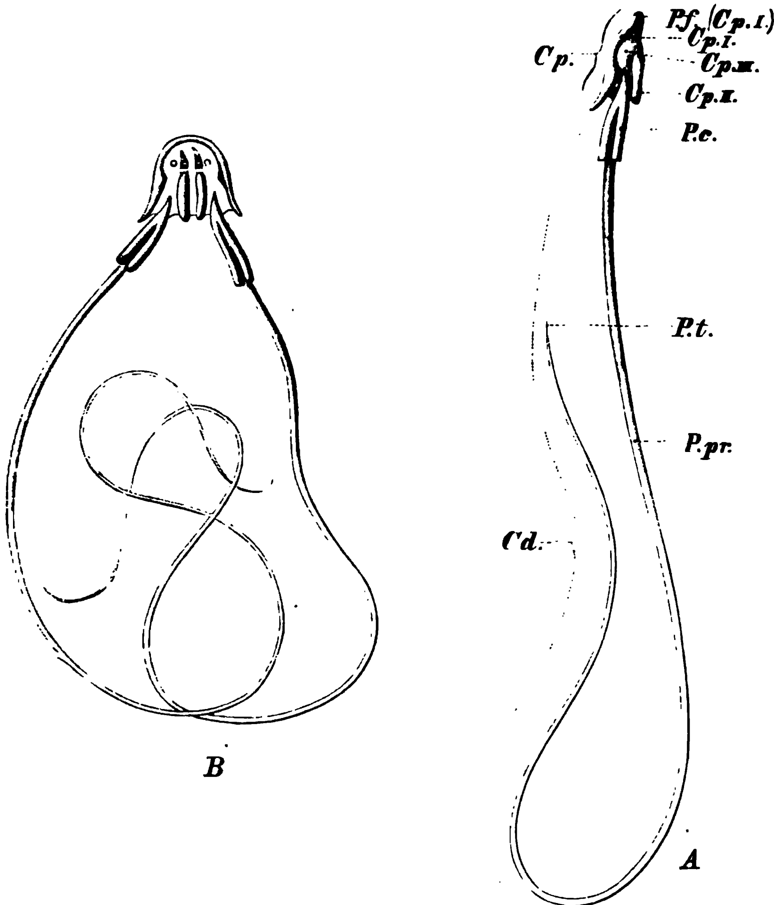


Fig. 34 B. Fig. 34 A.

Fig. 34 A und B. Spermien von Didelphys virginiana — Opossum — (Marsupialia) nach SELENKA (M. 914 — Taf. XIX, Fig. 9 und 10). Die Bezeichnungen sind von mir. Vergr. 2000/1.

Fig. 34 A. Einzelspermium, durch Zerreißung eines Doppelspermium (34 B) entstanden. *Cp.* Caput (Kopf). *Cd.* Cauda (Schwanz). *Pf.* Perforatorium, entspricht dem Punkte, wo die Seitenteile des Kopfes *Cp. I* (s. Fig. 33 B) zusammenstoßen. *Cp. II* Crura capitis (Kopfschenkel). *Cp. III* Pars intermedia capitis (Mittelteil des Kopfes). *P. c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück des Schwanzes). *P. pr.* Pars principalis (Hauptstück des Schwanzes). *P. t.* Pars terminalis (Endstück des Schwanzes.

Fig. 34 B. Doppelspermium.

Die Spermien von Didelphys virginiana sind der Mehrzahl nach vor völliger Reife zu je zweien verbunden (Fig. 34 B) — s. w. u., Zygose der Spermien. — Später trennen sie sich und erscheinen dann unter der Form der Fig. 34 A. Nach Fig. 34 B zu urteilen sieht man an dem vorderen verdickten Kopfrande keine Marke an der Stelle, an der später die Trennung stattfindet. Ich betrachte (Fig. 34 A) die vordere Spitze als ein Perforatorium und habe die Teile, welche ich als gleichwertig mit denen von Metachirus quica erachten möchte, mit denselben Buchstaben bezeichnet. Das Verbindungsstück ist sehr eigentümlich geformt, wie aus zwei vorn in eine Spitze zusammenlaufenden Hälften zusammengefügt, zwischen welche sich das Hauptstück scheinbar einschiebt. Wahrscheinlich ist der starke Absatz am Ende der zwei Hälften in der That das Ende des Verbindungsstückes; wir hätten dann ein sehr langes, kräftiges Hauptstück (*P. pr.*) und ein sehr kurzes feines Endstück (*P. t.*). Erst die Erforschung der Spermiengenese kann feststellen, ob diese Deutung richtig ist. Am Verbindungsstücke wie an dem Hauptstücke sah Selenka eine deutliche Querstreifung.

Die Bewegung der Zwillingsspermien schildert Selenka als ein rapides, gleichmäßiges Vorwärtsschießen; die einzelnen Spermien bewegten sich in großen Kreisen, und wenn die Bewegung langsamer wurde, erschien sie stoßend und bohrend.

Aus der Ordnung der Ungulaten gebe ich nach Ballowitz (6) ein Spermium von Bos taurus; auch bei Retzius (224), sowie bei Miescher (173) finden wir sehr gute Abbildungen und Beschreibungen der Stierspermien. Von der Fläche gesehen (Fig. 35) erscheint der Kopf eiförmig mit schmalerem, in der Mitte etwas ausgehöhltem (Mikroporus Miescher) Hinterende. Stellt man nicht auf die Mitte ein, so erscheint die Begrenzungslinie geradlinig, etwas stärker lichtbrechend; vorn verjüngt sich der Kopf auch ein klein wenig, wie man namentlich bei der Profilansicht wahrnimmt, und erscheint stärker lichtbrechend; von den Seiten her ist der Kopf gleichmäßig abgeplattet, so daß er nahezu stäbchenförmig sich darstellt. Man erkennt ein deutliches Halsstück (Fig. 35 *Cl.*), welches Ballowitz genauer beschreibt, ein langes Verbindungsstück, etwa doppelt so lang als der Kopf, ein Hauptstück über dreimal so lang als das Verbindungsstück, und ein kurzes Endstück (s. die citierte Figur). Die Stierspermien sind fast doppelt so lang als die des Menschen. Aus dem Artiodactylenstamm liegen noch Beschreibungen vor von Ovis und Sus (Ballowitz 7); aus dem der Perissodactylen von Equus caballus (Ballowitz 7, Jensen 121b).

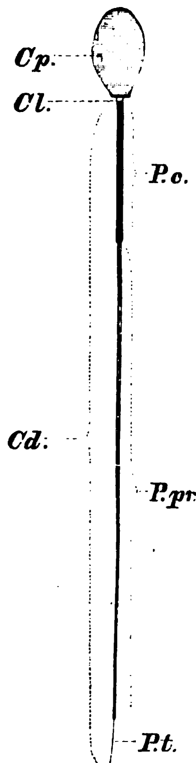


Fig. 35.

Fig. 35. Spermium von Bos taurus, Rind (Artiodactyla) nach Ballowitz (6 — Taf. XI, Fig. 1). *Cp.* Caput (Kopf). *Cl.* Collum (Hals). *Cd.* Cauda (Schwanz). *P.c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück des Schwanzes). *P. pr.* Pars principalis (Hauptstück des Schwanzes). *P. t.* Pars terminalis (Endstück des Schwanzes). Vergr. Winkel, homogene Immers. 24, Tub. exfr.

Am genauesten kennen wir die Spermien der Nager; namentlich die der Muriden (Ratte, Maus), des Kaninchens und Meerschweinchens haben genaue Beschreibungen erfahren, insbesondere durch JENSEN (121, 121a u. b), Ratte; BALLOWITZ (7), Ratte, Kaninchen, Meerschweinchen, Eichhörnchen; v. BRUNN (M. 2604), RENSON (M. 2579), Ratte; BROWN (62a), Ratte; MEVES (171), Meerschweinchen; F. HERMANN (115), Maus; BENDA (35—38), Maus (s. Fig. 46); v. EBNER (74—77), Ratte, u. a.

Die Form der Köpfe ist verschieden: von der Fläche gesehen, fast hakenförmig bei der Ratte, beilförmig bei der Maus (s. Fig. 46), eiförmig, denen des Stieres ähnlich, bei Lepus cuniculus — nur ein wenig kleiner; in Form eines zweifach gebogenen Hakens (Kantenansicht) oder einer vorn abgerundeten und breiteiförmigen Scheibe (Flächenansicht) — Fig. 36—37 — beim Meerschweinchen. Der Schwanzteil weist keine bemerkenswerten Verschiedenheiten auf.

Ich schildere nun genauer nach den Angaben und Figuren von MEVES, denen ich Besseres nicht hinzufügen kann, einige feinere Struktur- und Formverhältnisse bei Cavia.

Von der Kopfkappe und deren hinterer Randlinie (*L. Gal.* Figg. 36 und 36 B), ferner von der Einteilung des Kopfes in ein Vorderstück und in ein Hinterstück, sowie von dem großen Perforatorium der Meerschweinchenspermien ist schon die Rede gewesen (S. 103, 104 u. 106). Die Kantenansicht des Kopfes lehrt, daß dieser, wie das Perforatorium, von vorn nach hinten gekrümmt ist, aber in entgegengesetzter Richtung (Fig. 36 B). MEVES bezeichnet die Seite, an der die Konkavität des Kopfes liegt, als „Bauchseite", *Fac. ventr.* (Facies ventralis) in der Figur, die gegenüberliegende, also mit der Konvexität des Kopfes und der Konkavität des Perforatoriums versehene, als „Rückenseite", *Fac. dors.* (Facies dorsalis). Diese Krümmungen treten aber erst an den reifen Samenfäden im Ductus deferens auf.

Kopf und Perforatorium zeigen sich in gleicher Art verdickt und verdünnt, die dickeren Theile nach hinten, die dünneren nach vorn gerichtet; gleichzeitig laufen auch die Seitenränder fein zugeschärft aus — s. Fig. 37 *Pf.* und *Cp. P. a.* Die verschiedene Färbbarkeit des vorderen und hinteren Kopfabschnittes, welche insbesondere von BALLOWITZ studiert wurde — der hintere Abschnitt, *P. p.*, färbt sich stärker — mag wohl zum Teil auf solchen Dickenverschiedenheiten beruhen, jedoch nicht in allen Fällen, denn beim Kaninchen färbt sich mit Jodgrün der vordere dünnere Teil, *P. a.*, dunkler.

Der hintere Rand des Kopfes ist mit einer Querfurche versehen, und der Hals des Spermium ist nicht in dieser Furche, sondern ventralwärts davon an der entsprechenden Kopfkante angeheftet. Diese Anheftung geschieht scheinbar mit einer griffelförmigen Spitze, und liegt nach den Befunden von MEVES auch mehr an der rechten Seite des Kopfes. Wir können ja, indem wir Bauch- und Rückenfläche, sowie Vorn und Hinten beim Meerschweinchenspermium zu unterscheiden vermögen, auch von einer rechten und linken Seite desselben sprechen. — In Wahrheit geschieht die Anheftung des Schwanzes an den Kopf vermittelst des Halsstückes; dieses besteht aus vier feinen Fäden, die ich als Centrosomfäden bezeichnete; dieselben beginnen an der erwähnten Stelle des Kopfes mit 3 Endknöpfchen. Von den beiden lateralen Knöpfchen geht je ein Faden aus, von dem mittleren Knöpfchen 2 Fäden; sämtliche 4 Fäden enden am Verbindungsstücke hinter dem

Beginne der Spiralhülle gleichfalls mit leichten Verdickungen. Die dorsale Kopfkante trägt eine stäbchenförmige Bildung, welche in der Kantenansicht, Fig. 50g, als dunkles Knöpfchen (*K*) erscheint und genetisch zu den 3 Knötchen der ventralen Kante gehört; wir haben bereits vorgreifend (S. 107 ff.) bemerkt, daß diese Bildungen Centrosomenabkömmlinge dar-

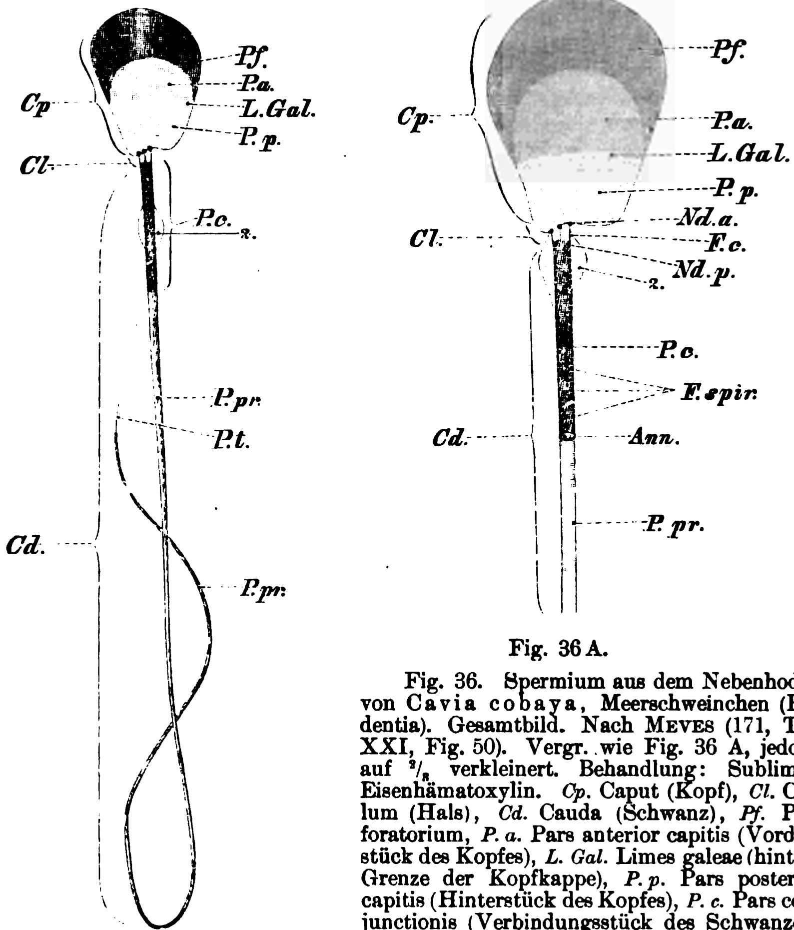


Fig. 36. Fig. 36 A.

Fig. 36. Spermium aus dem Nebenhoden von Cavia cobaya, Meerschweinchen (Rodentia). Gesamtbild. Nach MEVES (171, Taf. XXI, Fig. 50). Vergr. wie Fig. 36 A, jedoch auf $^{2}/_{3}$ verkleinert. Behandlung: Sublimat, Eisenhämatoxylin. *Cp.* Caput (Kopf), *Cl.* Collum (Hals), *Cd.* Cauda (Schwanz), *Pf.* Perforatorium, *P. a.* Pars anterior capitis (Vorderstück des Kopfes), *L. Gal.* Limes galeae (hintere Grenze der Kopfkappe), *P. p.* Pars posterior capitis (Hinterstück des Kopfes), *P. c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück des Schwanzes), *2* Protoplasmaklümpchen, *P. pr.* Pars principalis (Hauptstück des Schwanzes), *P. t.* Pars terminalis (Endstück des Schwanzes). Die hinteren Knöpfchen, *Nd. p.*, (Fig. 36 A) fehlen in der Originalfigur, da sie an den Spermien des Nebenhodens meist nicht mehr sichtbar sind; sie sind hier nach Fig. 36 A hinzugezeichnet worden.

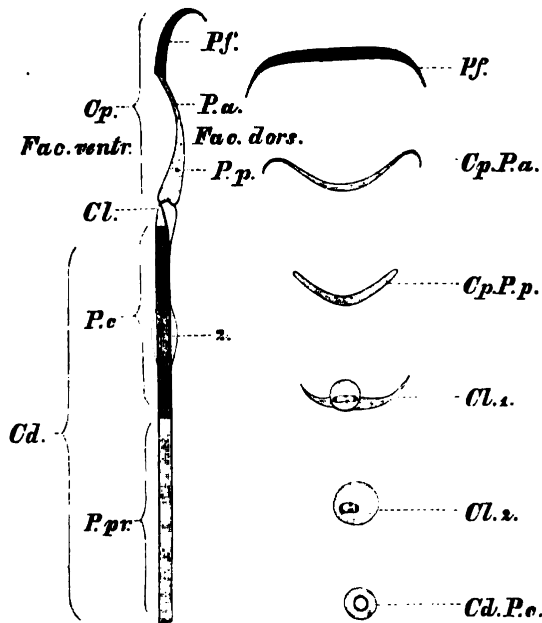
Fig. 36 A. Kopf, Hals und Verbindungsstück eines Spermium von Cavia cobaya aus dem Hoden. Starke Vergr. ZEISS, Apochr. 2 mm, Ok. 18, Tub. 16 cm. Nach MEVES (171, Taf. XXI, Fig. 45). Behandlung: HERMANN'sches Gemisch — Eisenhämatoxylin. *Pf.* Perforatorium, *P. a.* Pars anterior capitis, *L. Gal.* Limes Galeae, *P. p.* Pars posterior capitis, *Nd. a.* Noduli anteriores, vordere Halsknöpfchen, *F. c.* Fibrillae centrosomatum, Centrosomfäden, *Nd. p.* Noduli posteriores, hintere Knöpfchen, *2* Protoplasmaklümpchen, *F. spir.* Filum spirale, Spiralfaden. Hinzugesetzt ist schematisch *Ann.* Annulus (Ring), vom distalen Stücke des hinteren Centralkörpers abstammend. In der Originalfigur fehlt der Annulus, da er auf diesem Stadium der Ausbildung der Spermien nicht mehr deutlich sichtbar ist. Ich habe ihn nach einem früheren Stadium, um nicht zu viele Figuren nötig zu haben, hinzugezeichnet.

stellen. Die beiden mittleren Fäden divergieren nach hinten ventral und nach vorn dorsal. Sie sind durch eine anscheinend weiche, homogene Zwischenmasse verbunden. Das ganze, von den 4 Fäden nebst ihrer Zwischenmasse gebildete Halsstück beginnt mit rundlichem Querschnitte am Verbindungsstücke des Spermium und setzt sich mit dorsoventral abgeplattetem Ende an den Kopf an, hat also im großen und ganzen die Gestalt eines Klarinettenmundstückes, s. Fig. 36 B. Die 3 vorderen Knöpfchen sind in den Figg. 36 u. 36 A zu sehen; man kann hier nur 3 Fäden *F. c.* (Fig. 36 A und 50h) erkennen; die Zweiteilung des einen (mittleren) dieser Fäden ist aber in Figg. 36 B *Cl* und 50g *F. c. m.* (Filum centrosomatis medium) zu sehen, ebenso wie sein proximales und seine beiden distalen Endknöpfchen. Endlich zeigen die Querschnitte (Fig. 37) Cl_1 und Cl_2 die 4 Fäden als dunkle Punkte in ihrer gegenseitigen Anordnung;

Fig. 36 B u. 37. Spermienstücke von Cavia cobaya. Nach Meves (171, Taf. XXI, Fig. 48 u. 49). Vergr. und Behandlung s. die Erklärung der Fig. 36 u. 36 A.

Fig. 36 B. Kopfteil im Profil; Bezeichnungen wie Fig. 36. Hinzu kommen: *Fac. ventr.* Facies ventralis (Bauchseite des Spermium), *Fac. dors.* Facies dorsalis (Rückenseite des Spermiums), nach der Namengebung von Meves.

Fig. 37. *Pf.* Querschnitt durch das Perforatorium (*Pf.* Fig. 36 A), *Cp. P. a.* Querschnitt durch das Vorderstück des Kopfes im Bereiche der Kopfkappe, *Cp. P. p.* Querschnitt durch das Hinterstück des Kopfes, Cl_1 Querschnitt durch den proximalen Teil des Halses (*Nd. a.* Fig. 36 A), Cl_2 Querschnitt mitten durch den Hals, *Cd. P. c.* Querschnitt durch das Verbindungsstück.



dabei stellt sich heraus, daß die beiden mittleren Fäden etwas feiner sind. Der Querschnitt *Pf.* geht durch den oberen Teil des Perforatoriums und zeigt dessen dunklere Rinden- und hellere Binnenschicht, sowie seine (dorsale) Flächenkrümmung. In *Cp. P. a.* ist bereits der Kopf des Spermium selbst getroffen; die beiden Ränder werden noch von der distalen Fortsetzung des Perforatoriums eingenommen, dessen entgegengesetzte Krümmung sie auch zeigen. *Cp. P. p.* ist ein reiner Querschnitt durch den hinteren Kopfabschnitt; hier laufen die Ränder nicht so dünn aus; Cl_1 trifft noch den untersten Teil des Kopfes mit; auf diesen sind die beiden wieder zugeschärften Flügel zu beziehen; die rundliche, helle, mittlere Masse begreift die Zwischensubstanz des Halses; inmitten derselben bilden die 4 Fäden in Form von Punkten die eben erwähnte, abgeplattete Figur. Cl_2 geht mitten durch den Hals, *Cd. P. c.* durch das proximale Ende des Verbindungsstückes.

Bezüglich der übrigen Teile der Figg. 36—37 und der in ihnen dargestellte Meerschweinchenspermien kann ich auf das bei der allgemeinen Formbeschreibung der Spermien Gesagte mich zurückbeziehen (s. S. 103 ff.). Nur wäre noch hervorzuheben, daß die Meerschweinchenspermien ein sehr langes und verhältnismäßig dickes, sich caudalwärts stark verjüngendes Hauptstück und ein kurzes, feines, gut abgesetztes Endstück besitzen.

Aus der Ordnung der Raubtiere, Carnivora, habe ich (nach Ballowitz) die Fig. 38 A u. B — Felis domestica — und Fig. 39 A u. B — Canis familiaris — mitgeteilt. Bei der Katze ist der Kopf

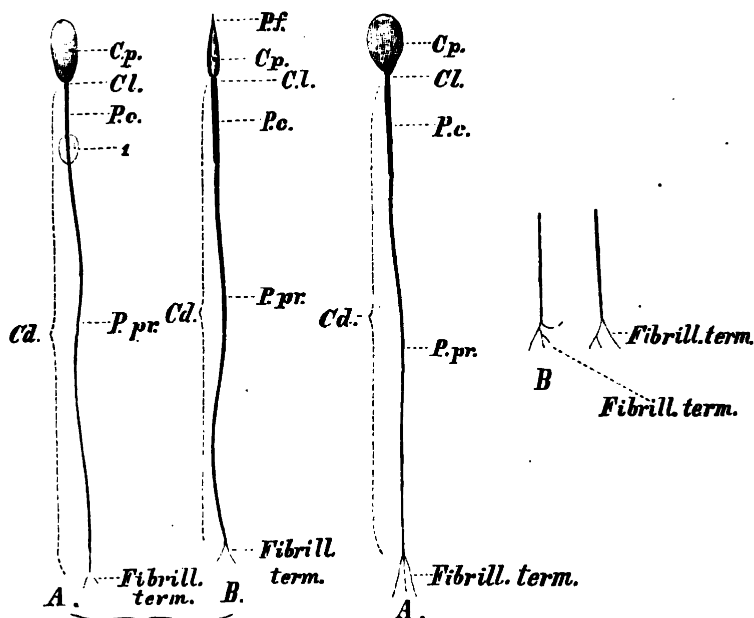


Fig. 38 A u. B. Spermien von Felis domestica, Hauskatze (Carnivora) A von der Fläche, B von der Kante. Nach Ballowitz (6, Taf. XI, Figg. 8 u. 9). Vergr. Winkel, homog. Imm. 24, Tub. extr. *Cp.* Caput (Kopf), *Cl.* Collum (Hals), *Cd.* Cauda (Schwanz), *P. c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück des Schwanzes), *P. pr.* Pars principalis (Hauptstück des Schwanzes), *Fibrill. term.* Fibrillae terminales (Fibrillen des Endstückes), *1* Protoplasmaklümpchen.

Fig. 39 A. Spermium von Canis familiaris, Hund (Carnivora). Nach Ballowitz, wie Fig. 38 (No. 35, Taf. XI). Bezeichnungen wie in Fig. 38.

Fig. 39 B. Zwei Schwanzenden von Hundespermien, bei denen das Endstück in mehrere Fibrillae terminales (*Fibrill. term.*) zerfallen ist. Nach Ballowitz, wie Fig. 38 (No. 35 u. 36, Taf. XXI).

schmäler als beim Hunde, wo er vorn breit wird und sich nach hinten stark verjüngt. Die Profilansicht des Spermium von Felis zeigt deutlich ein schneidendes Perforatorium (Fig. 38 B). Deutlich sind bei beiden Species die Halsstücke (*Cl*), die Verbindungs-, Haupt- und Endstücke; letztere zeigen die von Ballowitz nachgewiesene bemerkenswerte Splitterung in 2—4 feinste Fibrillen.

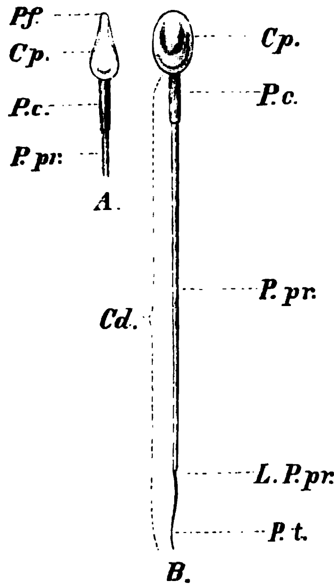
Von den hier nicht durch Abbildungen vertretenen Ordnungen der Säuger liegen noch aus folgenden Abbildungen und Beschreibungen vor: Proboscidea, v. WIDERSPERG, bei Elephas africanus (260); Insectivora, BALLOWITZ (7) und FÜRST (Bidrag till kännedomen om Sädeskropparnas struktur och utveckling. Nordiskt med. Arkiv. Bd. XIX, 1886) bei Talpa und Erinaceus; Cheiroptera, EIMER (M. 2612), BALLOWITZ (7), FÜRST (l. c.) bei Vesperugo, Vespertilio, Rhinolophus, Macroglossus u. a.; Pitheci, v. HANSEMANN (108) bei Pithecus satyrus GEOFFR., Orang. Aus den Ordnungen der Monotremata, Edentata, Cetacea, Lamnungia, Pinnipedia und Prosimii bin ich in der mir zugänglichen Litteratur keinen Angaben begegnet.

Die Spermien des afrikanischen Elefanten sind — nach den Abbildungen v. WIDERSPERG's zu urteilen — nicht unähnlich, sowohl an Gestalt, wie an Größe, denen des Menschen. Die der genannten Insektivoren kommen denen des Kaninchens nahe. Bei den Chiropteren sind der verhältnismäßig kleine, kurze, cylindrische, abgeplattete, vorn ein wenig verjüngte, hinten fast glockenförmig ausgehöhlte Kopf, das große Halsstück, das große, breite Verbindungsstück mit dem deutlichen Spiralfaden sehr charakteristisch. Vom Orang berichtet v. HANSEMANN, daß, obwohl das betreffende Tier noch im vollen Zahnwechsel stand, doch bereits große Mengen reifer Spermien vorhanden waren. Da es sich um Leichenmaterial handelte, mochte v. HANSEMANN keine genaueren Angaben über die Form machen; er bemerkt nur, daß die Köpfe schlanker und spitzer als beim Menschen erschienen und daß Mittelstücke nicht beobachtet wurden (Leichenveränderung?).

XI. **Homo.** Die Spermien des Menschen gehören zu den kleineren Formen und tragen durchaus den Charakter der Säugetierspermien. Sie lassen bei Vergrößerungen von 800—1000 deutlich fast alle Hauptteile erkennen: Kopf, Verbindungsstück und Endstück des Schwanzes; nur ein Halsstück erscheint nicht deutlich abgesetzt, vgl. die Figg. 40 A u. B und 41. Der Kopf hat, von der Fläche gesehen, die Gestalt eines Ovals, welches sich einer regelmäßigen Ellipse nähert. Die längere Achse, die übrigens nur um stark ein Drittel die Querachse überwiegt, steht, wie bei allen Spermien, in deren Längsrichtung. Der hintere Pol ist infolge des geradlinigen Ansatzes des Halsstückes — s. über dieses weiter unten — quer abgestutzt, der vordere geht ein wenig mehr spitz zu. Das hintere Stück des Kopfes ist stärker lichtbrechend als das vordere und ist auch färberisch von verschiedenem Verhalten. PAPPENHEIM (188) zeigte, daß man durch die ROMANOWSKY-NOCHT'sche Protozoen- und Protophytenfärbung (NOCHT, in: Centralbl. f. Bakt., Bd. XXIV, 1898, S. 839 und Bd. XXV, 1899, S. 17 u. 764 ff.) das Hinterstück des Kopfes mit einer kegelförmig sich in das Vorderstück, welches von der Kopfkappe überzogen ist, fortsetzenden Spitze rot färben kann, während das Vorderstück mit der Kopfkappe mattblau wird.

Fügen wir gleich hier an, daß mit derselben Färbung das Verbindungsstück dunkelblau erscheint, während bei der Tinktion mit PAPPENHEIM's Methylgrün-Pyroningemisch (s. VIRCHOW's Archiv, Bd. CLVII, 1899) der gesamte Kopf grün wird, der hintere Abschnitt dunkler als der vordere — was übrigens wahrscheinlich an der größeren Dicke liegt — das Verbindungsstück aber eine leuchtend rote Farbe annimmt.

Bei der Kantenansicht zeigt der Kopf eine Birnform, das dickere Ende nach hinten gerichtet; der vordere Rand ist demnach zugeschärft; dieses Verhalten erklärt die verschiedene Lichtbrechung, welche am vorderen und hinteren Abschnitte wahrgenommen wird, s. Fig. 40,B und Fig. 41. Die Querbänder (2—3), s. vorhin S. 105, werden mitunter recht deutlich gesehen. Nach W. Krause (Allg. Anat., Hannover 1876) soll die eine Seite des Hinterstückes nicht selten stärker konvex sein als die andere.



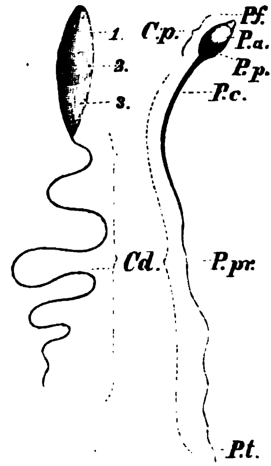


Fig. 40 A u. B. Fig. 42. Fig. 41.

Fig. 40 A u. B. Spermien von Homo sapiens, Mensch. Nach G. Retzius (224, Taf. X, Fig. 15 u. 16). Vergr. Zeiss, homog. Imm., 1/18, Ok. 3, Tub. extr. Behandlung: frische Präparate und Osmiumpräparate. A Profilansicht, B Flächenansicht. *Cp.* Caput (Kopf), *Cd.* Cauda (Schwanz), *Pf.* Perforatorium (Spieß, Retzius), *P. c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück des Schwanzes), *P. pr.* Pars principalis (Hauptstück des Schwanzes), *L. P. pr.* Limes partis principalis (Grenze des Hauptstückes gegen das Endstück des Schwanzes), *P. t.* Pars terminalis (Endstück des Schwanzes).

Fig. 41. Spermium von Homo sapiens (Mensch). Nach v. Widersperg (260, Taf. VI, Fig. 17). Frisches Präparat; Vergr. 1000. *Cp.* Caput (Kopf), *Pf.* Perforatorium, *P. a.* Pars anterior capitis (Vorderstück des Kopfes), *P. p.* Pars posterior capitis (Hinterstück des Kopfes), *P. c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück), *P. pr.* Pars principalis (Hauptstück), *P. t.* Pars terminalis (Endstück des Schwanzes), letztere 3 Teile nicht scharf unterschieden.

Fig. 42. Riesenspermium vom Menschen. Nach v. Widersperg (260, Taf. VI, Fig. 18). Frisches Präparat, Vergr. 1000. Kopf besonders groß. *1* u. *2* sind wohl als Vorder- und Hinterstück des Kopfes, *3* als stark vergrößertes Verbindungsstück zu deuten.

Das stäbchenförmige Verbindungsstück, *P. c.* in den Figuren, ist ungefähr so lang wie der Kopf — Retzius zeichnet es stärker abgesetzt, als man es, besonders in der Kantenansicht, gewöhnlich zu sehen pflegt. Bei sehr starken Vergrößerungen sieht man zwischen

Kopf und Verbindungsstück eine Einschnürung, die den „Hals" markiert. Nach W. Krause, dem ich zustimme, zeigt der Kopf hier eine kleine Vertiefung, in welche der Hals mit dem Verbindungsstück eingelassen ist (s. weiter unten). Das letztere ist ein wenig abgeplattet.

Der Schwanz im ganzen ist von mäßiger Länge (vgl. die Maßtabelle); das Hauptstück verjüngt sich allmählich; das kurze Endstück — kaum doppelt so lang als der Kopf — ist nicht scharf abgesetzt, jedoch an guten Präparaten bei starken Vergrößerungen sehr wohl zu erkennen.

Meves hat die Güte gehabt, mir ein von ihm selbst gezeichnetes Schema eines menschlichen Samenfadens nach seinen neuesten Untersuchungen, in welchen den Form- und Größenverhältnissen Rechnung getragen ist, für die Mitteilung an dieser Stelle zu überlassen; ich habe dasselbe verkleinert in Fig. 43 A wiedergegeben und daneben in Fig. 43 B in der Größe des Originals Kopf, Hals, Verbindungsstück und den Anfang des Hauptstückes. An der ganzen Figur mag man ein Bild von den relativen Größenverhältnissen gewinnen. Die Fig. 43 B läßt auch beim Menschenspermium alle die Teile wiedererkennen, wie sie für das Meerschweinchen (s. Fig. 6 D) bestimmt wurden.

Wir gewahren am Kopfe, *Cp.*, die hintere Grenze der Kopfkappe (*L. Gal.*), wodurch ein Vorderstück, *P. a.*, von einem Hinterstücke, *P. p.*, getrennt wird. Der Hals, *Cl.*, läßt sich nach den entwickelungsgeschichtlichen Befunden, wie beim Meerschweinchen, als das unmittelbar auf den Kopf mit einer kleinen Einschnürung folgende Stück unterscheiden, welches aus den hier als dunkler Querstrich (Querscheibe) gezeichneten vorderen Centrosomknötchen, *Nd. a.* (Noduli anteriores), und einer homogenen Zwischensubstanz, *Ms. int.* (Massa intermedia), besteht. Das Verbindungsstück, *P. c.*, umfaßt den Bereich des hinteren Centrosoms, zwischen dessen proximalem Stücke, *Nd. p.* (Noduli posteriores), gleichfalls als dunkler Querstrich (Querscheibe) gezeichnet, und dem ringförmigen, distalen Stücke, dem Schlußringe, *Ann.* (Annulus), oder der Endscheibe, Jensen. Wir treffen hier als weitere Bestandteile im Centrum den aus Fibrillen bestehenden Achsenfaden, der vom proximalen Abschnitte (des hinteren Centrosoms) ausgeht. Der Achsenfaden ist zunächst von einer inneren — in der Figur blau gehaltenen — dünnen Hülle, *Inv.* (Involucrum) eingefaßt; darauf folgt die Spiralhülle, bestehend aus einem durch schwarze dicke Punkte markierten Spiralfaden, *Spir.*, und einer dessen Windungen (8—9 beim Menschen nach Meves) zusammenhaltenden hellen Zwischensubstanz, *Sb. int.* (Substantia intermedia). Außen lagert sich darauf eine feinpunktiert gehaltene Schicht, *Mch.*, die Mitochondrienscheide, aus welcher, nach den Untersuchungen von Benda, der Spiralfaden seinen Ursprung nimmt; diese Scheide entstammt dem Cytoplasma der Spermienbildungszelle (Spermatide) und führt die eigentümlichen, von Benda genau charakterisierten und als Mitochondria bezeichneten Granula. S. w. u. „Spermiogenese".

Das nun folgende Hauptstück des Schwanzes, *P. pr.* (Pars principalis), ist vom Verbindungsstücke abgesetzt, indem weder die Mitochondrienscheide noch die Spiralhülle sich auf dasselbe erstrecken. Es scheint dagegen — Meves läßt dies noch unbestimmt — als ob die dünne innere Hülle des Verbindungsstückes sich, erheblich verstärkt, auf das Hauptstück fortsetze. Beide Hüllen sind, in der Annahme ihrer Zusammengehörigkeit, in derselben blauen Färbung gehalten worden.

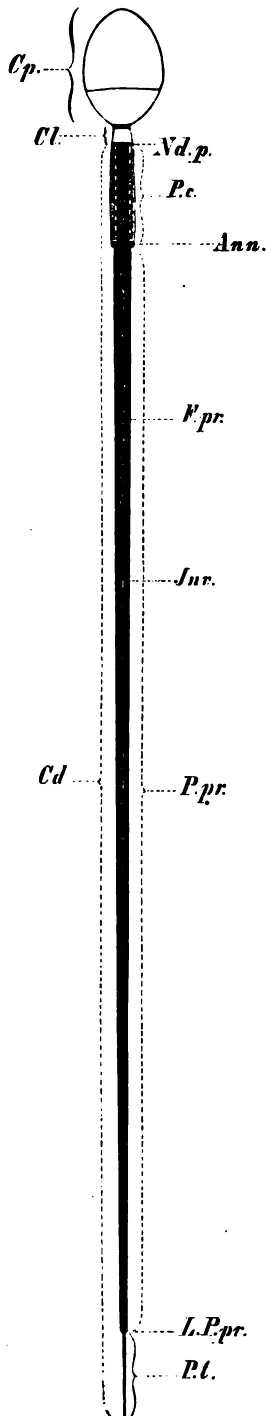


Fig. 43 A.

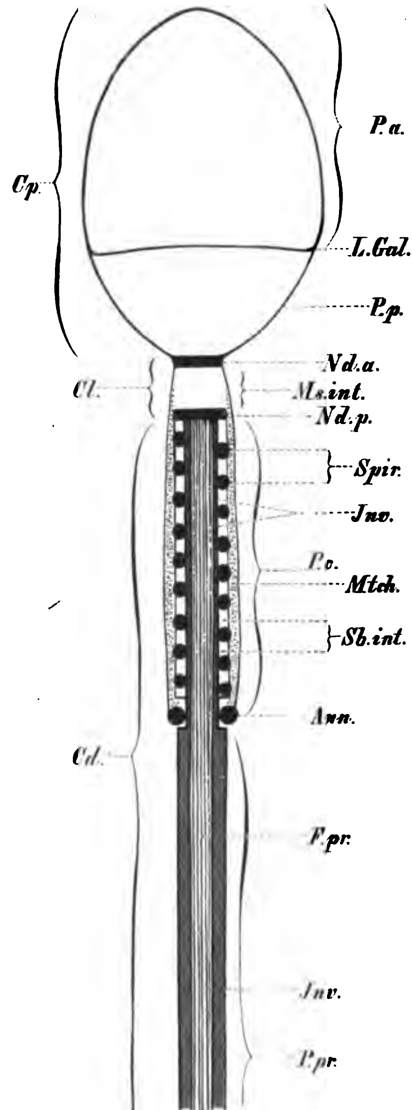


Fig. 43 B.

Fig. 43 A. Schema eines Menschenspermium, Originalzeichnung von MEVES, auf $^1/_3$ verkleinert. *Cp.* Caput (Kopf). *Cl.* Collum (Hals). *Cd.* Cauda (Schwanz). *P. c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück). *P. pr.* Pars principalis (Hauptstück). *P. t.* Pars terminalis (Endstück). *Nd. p.* Noduli posteriores (vordere Grenze des Verbindungsstückes). *Ann.* Annulus, Schlußring, hintere Grenze des Verbindungsstückes. *L. P. pr.* Limes partis principalis, hintere Grenze des Hauptstückes.

Fig. 43 B. Schema eines Menschensper-

mium, vorderer Teil. Originalzeichnung von MEVES; Größe des Originales. *Cp.* Caput (Kopf). *Cl.* Collum (Hals). *Cd.* Cauda (Schwanz). *P.a.* Pars anterior capitis (Vorderstück des Kopfes). *L.Gal.* Limes Galeae, Grenze der Kopfkappe. *P.p.* Pars posterior capitis (Hinterstück des Kopfes). *Nd.a.* Noduli anteriores (vordere Centrosomknötchen, Halsknötchen). *Ms. int.* Massa intermedia (Zwischenmasse des Halses). *Nd.p.* Noduli posteriores (hintere Centrosomknötchen). *Spir.* Spiralfaden. *Inv.* Involucrum (Hülle des Achsenfadens im Verbindungsstück — blau). *P.c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück). *Mtch.* Mitochondria. *Sb.int.* Substantia intermedia (Zwischensubstanz der Spiralhülle). *Ann.* Annulus (Schlußring). *F.pr.* Filum principale (Hauptfaden). *Inv.* Involucrum (Hülle des Hauptfadens — blau). *P.pr.* Pars principalis (Hauptstück des Schwanzes).

Ich habe absichtlich bei der Beschreibung der menschlichen Spermien noch einmal eine detaillierte Figur mit genauer Einzelbeschreibung gegeben, obwohl ich mir bewußt war, daß hiermit manche Wiederholungen von früher bereits Gesagtem unvermeidlich würden — vgl. die Beschreibung der Fig. 6D und die Abschnitte Kopf, Hals und Verbindungsstück in der allgemeinen Beschreibung der Spermien (S. 103 ff.). Es schien mir indessen wichtig, gerade von menschlichen Spermien eine eingehende, völlig zusammenhängende Darstellung zu liefern. Die Größenverhältnisse s. in der Maßtabelle.

Von einzelnen Beobachtern, ich nenne E. NELSON (M. 2624) und K. v. BARDELEBEN (19, 20, 22), sind Befunde mitgeteilt worden, welche auf die Anwesenheit eines besonderen Perforatoriums am Kopfe schließen lassen. Beide geben sogar an, daß vorn am Kopfe lange, spießförmige Fortsätze — doppelt so lang als der Kopf und mit einem Widerhaken versehen — vorhanden wären, und bilden sie ab; auch kleinere spitze Ansätze werden von v. BARDELEBEN in mehreren seiner Figuren abgebildet. Diese kleinen Ansätze kann man wohl bei Spermien, aus dem Hoden entnommen, zuweilen sehen; aber an völlig reifen Spermien, im Ejakulat, sind sie sehr selten; einen längeren, lanzenförmigen Anhang habe ich überhaupt nicht gesehen; er wird auch von keinem anderen Beobachter erwähnt. Ich meine, wie W. KRAUSE, daß das Perforatorium der Menschenspermien in dem vorderen scharfen Rande der Kopfkappe gegeben ist und schneidend, nicht bohrend wirkt.

Im übrigen beschreibt v. BARDELEBEN die färberischen und Refraktionsunterschiede der beiden Abteilungen des Kopfes, bestätigt den von MIESCHER und BALLOWITZ nachgewiesenen „Innenkörper“ — derselbe ist wohl identisch mit dem vorhin, s. S. 143, erwähnten kegelförmigen Fortsatze des Hinterstückes — und giebt an, daß derselbe in mehrere Stückchen zerfallen könne. Ferner schildert er die Querstreifen des Kopfes und sagt (12), daß man unter Umständen den Achsenfaden durch den Kopf bis zur Spitze verfolgen könne. Diesem letzteren gegenüber kann ich meine Zweifel nicht unterdrücken.

Ueber den Spiralsaum an den menschlichen Spermien (H. GIBBES und W. KRAUSE) verweise ich auf das vorhin, S. 117, Gesagte und füge hinzu, daß auch v. BARDELEBEN (12) diesen Spiralsaum beschreibt und abbildet. JENSEN spricht von Andeutungen eines Spiralsaumes am Verbindungsstücke beim Menschen (121 u. 121b) und will einen solchen auch für das Hauptstück nicht in Abrede stellen.

Ueber den von v. BARDELEBEN (17) verteidigten Dimorphismus der menschlichen Samenfäden und sonstige abweichende Formen soll weiter unten im Zusammenhange gehandelt werden; nur sei hier alsbald bemerkt, daß, wie es scheint, auch beim Menschen Spermien von besonderer Größe, „Riesenspermien“, v. LA VALETTE ST. GEORGE, vorkommen,

s. Fig. 42 nach v. WIEDERSPERG (260). Auch v. BARDELEBEN (12) erwähnt solcher Exemplare; in der von ihm gegebenen Abbildung zeigt sich jedoch der Kopf von so abweichender Form, daß man versucht ist, an eine abnorme Bildung zu denken.

Die „Schlußscheibe“ oder „Endscheibe“ bei den menschlichen Spermien hat wohl schon PRENANT gesehen (M. 2627); auch an den beiden Abbildungen, welche BALLOWITZ (7) giebt (Taf. XIV, Figg. 62 u. 63) ist sie zu erkennen, ebenso wie das proximale Stück des hinteren Centrosoms, welches mit *Ek.* (Endknöpfchen) bezeichnet ist. JENSEN giebt vom Menschen dasselbe an (121b). Im Text geht BALLOWITZ auf die Schlußscheibe beim Menschenspermium nicht ein; vom Endknöpfchen stellt er (S. 267) fest, daß dasselbe so dicht dem Kopfe anliegt, daß es erst nach Ablösung des letzteren deutlich hervortritt; demnach muß der Kopf der menschlichen Spermien am distalen Ende eine größere Aushöhlung besitzen.

Angaben aus neuerer Zeit über menschliche Spermien liegen vor von BALLOWITZ (7), v. BARDELEBEN (12, 13, 20, 22), v. EBNER (74—77), P. FÜRBRINGER (88—89a), GIBBES (93), JENSEN (121b), W. KRAUSE (133 bis 135), A. MENZEL (161), FR. MERKEL (162), E. NEUMANN (181, 182), PAPPENHEIM (188), G. RETZIUS (224), G. ROMITI (225), v. LA VALETTE ST. GEORGE (250) und v. WIEDERSPERG (260). Hierzu kommen die von mir im Text gegebenen brieflichen Mitteilungen nebst Zeichnungen von MEVES und dessen bereits gedruckte Veröffentlichungen (168, 169).

4. Spermien der Evertebraten und Pflanzen.

Obwohl wir in diesem Werke, streng genommen, nur die Vertebraten zu berücksichtigen haben, können doch, namentlich in diesem Kapitel desselben, die Evertebraten und Pflanzen nicht gänzlich übergangen werden.

Gebilde, die man mit dem Namen „Spermien“ zu belegen hat, kommen nur bei den Metazoen und Metaphyten vor; wenn einzelne Beobachter auch bei den Protozoen — vgl. bei v. LA VALETTE ST. GEORGE in STRICKER's Handbuch der Lehre von den Geweben, S. 529 — von Spermatozoen gesprochen haben, so wird damit der Begriff „Spermium“ sicher zu weit ausgedehnt. Uebergänge sind ja vorhanden.

So haben wir in dem einleitenden Abschnitte festgestellt, daß, soweit geschlechtliche Akte bei den Protozoen stattfinden, es auch Bildungen giebt, wie den stationären und den wandernden Befruchtungskern der Infusorien, die Mikrogameten und Makrogameten bei den sessilen Kolonien der Vorticellen u. a., die den Geschlechtszellen analog sind; doch dürfen wir diese Bildungen den Spermien und den Eiern nicht als homolog erachten. Entweder sind es nur Teile einer Zelle, wie die Befruchtungskerne bei den Infusorien, oder es handelt sich um differenzierte Glieder einer Tierkolonie. Dies freilich kommt den specifischen Geschlechtszellen schon näher.

Sämtliche Metazoen unter den Evertebraten, vielleicht mit Ausnahme der Dicyemiden, zeigen wohlausgebildete Spermien, die sich bei der überwiegenden Mehrzahl der Arten auch in der Form und in ihren einzelnen Teilen an die der Vertebraten anschließen. Es sind hier besonders zu nennen die die Arthropoden, Pulmonaten und

Nemertinen betreffenden Untersuchungen v. SIEBOLD's, BÜTSCHLI's, LEYDIG's, L. LANDOIS', v. LA VALETTE ST. GEORGE's, GILSON's (La Cellule, T. I, II, IV), PLATNER's (Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXV, XXVI u. XXVII), PRENANT's (La Cellule, T. III, VI), BOLLES LEE's (M. 2569 u. 2570), NUSSBAUM's (185a), GROBBEN's (Arbeiten aus dem zoolog. Institut der Wiener Universität, 1878), G. HERRMANN's (M. 3445) und vor allem die Arbeit von BALLOWITZ (5 II), woselbst auch die Litteratur näher nachgewiesen ist. — Weitere, wenn auch nur mit den Namen der Autoren citierte Litteratur giebt v. LA VALETTE ST. GEORGE in STRICKER's Handbuch der Gewebelehre.

Bei den Evertebraten wie bei den Pflanzen treten aber, im Gegensatze zu den Vertebraten, zwei verschiedene Grundformen der Spermien auf: die einfache Form oder die Zellenform und die differenzierte Form oder die Fadenform, letztere in allem Wesentlichen der Vertebratenspermien-Form entsprechend.

Bei der Zellenform ist die äußere Gestaltung des Spermium wenig oder kaum abweichend von der seiner Bildungszelle, wenn auch in Einzelheiten allerlei Differenzierungen vorkommen. Am genauesten sind uns aus dieser Kategorie die Spermien von Ascaris megalocephala, insbesondere durch E. VAN BENEDEN (M. 1224, 1225), BOVERI (M. 1235 u. 1237, 1226 u. 2542) und O. HERTWIG (M. 1252) bekannt geworden. Ich verweise bezüglich der Abbildungen auf das folgende Kapitel. Aeltere Untersuchungen über die Samenfäden der Nematoden lieferten bereits REICHERT (222a) und H. MUNK (180a). — Aus dem Pflanzenreiche gehören hierher die Spermien der gesamten Phanerogamen, die Pollenzellen, welche ebenfalls von zahlreichen Forschern sehr genau untersucht und beschrieben sind.

Sämtliche niedere Metaphyten mit Ausnahme der Pilze, d. h. also die Gefäßkryptogamen (Filicinen, Equisetaceen, Ophioglosseen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen), ferner die Muscineen, Characeen und höheren Algen haben Spermien von Fadenform (Fig. 52).

Allen fadenförmigen Pflanzenspermien gemeinsam ist, daß die Geißelfäden hüllenlos und, schon ohne Präparation sichtbar, in der Mehrzahl vorhanden sind (2—20 und darüber); ferner, daß, falls nur wenige Fäden sich finden, diese sich stets am vorderen Ende des Spermium, d. h. an demjenigen, welches bei der Bewegung vorangeht, befestigen. Wir sahen, daß bei den Wirbeltierspermien die Fäden meist erst durch weitere Präparation als in der Mehrzahl vorhanden nachgewiesen werden konnten, und daß, mit Ausnahme von Bombinator, dieselben am hinteren Umfange der Spermien angebracht sind. Beides gilt ebenso für die bisher untersuchten Spermien der Evertebraten, soweit sie die Fadenform zeigen.

Die Spermien von Vaucheria (Siphoneen, Algen) sind sehr klein und haben zwei polar gestellte Geißeln. Bei den Fucaceen (Algen) finden sich Spermien, welche der Zellenform näher stehen, mit zahlreicheren Geißeln versehen. Viele Geißelfäden zeigen auch die Equisetaceen (Fig. 51). Die Muscineen-Spermien haben, wie viele andere Pflanzen-Spermien, ein leicht gewundenes Kopfstück mit 2 Geißeln vorn (Fig. 52). Bei den Rhizocarpeen sind die Spermien schraubenförmig gewunden. Unter den Lycopodiaceen hat Isoëtes lacustris eine besonders interessante Form, indem der Spermienkörper — so muß man hier wohl

sagen — spindelförmig ist und an beiden Enden ein Bündel Geißelfäden trägt.

Bei allen Fadenspermien bildenden Pflanzen findet die Befruchtung unter Wasser statt, denn nur in einem flüssigen Medium können sich die Spermien bewegen; öfters dauert die Bewegungsfähigkeit der pflanzlichen Samenfäden nur kurze Zeit, bei Isoëtes lacustris z. B. nur 5 Minuten. Für weiteres verweise ich auf das weit verbreitete Lehrbuch der Botanik von J. Sachs, in welchem die Spermienformen eine ziemlich eingehende Darstellung gefunden haben.

Unter den Evertebraten begegnen wir der einfacheren (Zellen-) Form bei den Nematoden, den Dekapoden, bei einem Teile der Myriopoden (Chilognathen) und der Arachniden (Araneen). Alle übrigen, also sämtliche Spongien, Cölenteraten, Echinodermen, der weitaus größte Teil der Würmer, einschließlich der Bryozoen, Tunicaten und der vielleicht hierher zu rechnenden Orthonectiden, die sämtlichen Insekten, Mollusken und Cephalopoden haben die Fadenform.

Ballowitz (5 II) hat nachgewiesen, daß man — insbesondere bei den Coleopteren, wo er über 100 Arten untersuchte — stets deutlich ein Kopfstück unterscheiden kann, selbst da, wo die Autoren von spindelförmigen oder haarförmigen Spermien sprechen. Vorn am Kopfe ließ sich ein Perforatorium (Spitzenstück Ballowitz, Segment procéphalique Gilson) feststellen. Ein „Verbindungsstück" ist bis jetzt nicht gesichert. Die Geißel der Coleopteren, deren Spermien zu den größeren Formen gehören, besteht bei einer Anzahl Arten aus einem steifen, wenn auch elastisch-biegsamen Stützfaden (Ballowitz), an den sich einseitig (nicht spiralig) ein feiner Saum anlegt. Der Rand dieses Saumes ist etwas verdickt, als „Saumfaden", Ballowitz, und in dem Saume selbst, näher dem Stützfaden, differenziert sich noch ein zweiter Faden, „Mittelfaden", Ballowitz. Letztere beiden Fäden, sowie auch noch andere Teile des Saumes selbst lassen sich in Fibrillen zerlegen, der Stützfaden nicht. Bei einer zweiten Form von Insektenspermien ist kein Stützfaden vorhanden; es giebt indessen Uebergangsformen.

Andere Evertebraten, z. B. die Echinodermen, Anneliden zum Teil, u. a. zeigen kleine Spermien mit rundlichen Köpfchen, ähnlich denen der Fische; einzelne Echinodermenordnungen haben Spermien mit Spitzenstücken (Field 81a).

Ueberblicken wir nunmehr die verschiedenen Formen, unter denen uns die Spermien im Tier- und Pflanzenreiche erscheinen, so lassen sich folgende Hauptgruppen und Unterabteilungen aufstellen:

I. Sphärospermien, Kugelspermien:
1) ohne Anhänge (Sphaerospermia simplicia),
2) mit Anhängen (Sphaerospermia armata).

II. Nematospermien, Fadenspermien:

1) ohne Geißelmembranen (Nematospermia simplicia)	α) Kopf rundlich β) Kopf länglich
2) mit Geißelmembranen (Nematospermia membranosa)	α) Kopf rundlich β) Kopf länglich.

Diese Einteilung geht nur von äußeren Formverhältnissen aus; sie beruht nicht auf entwickelungsgeschichtlicher oder physiologischer Basis. Wir werden auf diese nach Betrachtung der Spermiogenese

zurückkommen und dabei auch des Versuches von BRANDES (56, 57 b) gedenken, die verschiedenen Spermienformen auf eine Grundform oder Grundstruktur zurückzuführen.

Unter Kugelspermien verstehe ich alle diejenigen Formen, welche die Form ihrer Mutterzellen, der Spermatiden — s. Spermiogenese — mehr oder minder bewahrt haben, also im ganzen rundliche, sphärische oder konische Körper darstellen. Dieselben führen keine Geißel als Lokomotionsorgan, und darin liegt ihr vornehmster Unterschied von den Fadenspermien. Beispiele sind vorhin aufgefüht worden: Nematoden, Dekapoden, Araneen u. a. bei den Tieren, Phanerogamen bei den Pflanzen. Als Unterabteilungen möchte ich die einfachen von den mit besonderen Anhängen versehenen unterscheiden, wobei ich Kapseln oder sonstige Hüllen nicht als Anhänge zähle. Demnach gehören zu den Sphaerospermia simplicia die meisten Pollenzellen der Phanerogamen und die Spermien der Nematoden. Als Beispiele der Sphaerospermia armata müssen die der Dekapoden gelten, wo wir Perforatorien, Stacheln und andere Anhänge für besondere Zwecke finden.

Für die weitere Einteilung der Fadenspermien schien mir der Umstand, ob die Geißel mit einer Membran, sei es nun eine undulierende oder nicht, versehen ist, wichtig, und zu einer weiteren Gliederung die Form des Kopfes, ob kugelig oder länglich (spieß-, walzen- oder pfriemenförmig). Weniger Wert möchte ich auf die Schraubenform legen. Auch das mehr oder minder deutliche Erscheinen eines Spiralfadens kommt hier wohl nicht in Betracht, denn derselhe ist eine sehr weit verbreitete Bildung, welche an allen Teilen eines Spermium auftreten kann.

Was die an den Spermien beobachteten Membranbildungen anlangt, so möchte ich dieselben hier noch kurz von einem allgemeineren Gesichtspunkte aus besprechen: Wir haben deren zwei kennen gelernt, die undulierenden und nicht undulierenden; sowohl bei Vertebraten (insbesondere hier bei den Amphibien) und bei den Evertebraten (Coleopteren u. a.) kommen sie vor. Ihrer Herkunft nach stammen beide aus derselben Quelle, dem Cytoplasma der Spermatiden. Die Beweglichkeit der undulierenden Membranen liegt, wie es scheint, nicht in ihnen selbst, sondern vor allem in einem im freien Rande derselben verlaufenden Faden, dem „Randfaden“ oder „Saumfaden“, BALLOWITZ, welcher weiter fibrillär zerfällt werden kann. Innerhalb der Membranen und mit ihnen im Zusammenhange können nun noch mehrerlei Fäden dargestellt werden, die aber keine Aufkräuselung der betreffenden Membranen erzeugen, wie das der Randfaden thut. Ich bezeichne die nicht undulierenden Membranen allgemein als Membranae intermediae (vgl. Fig. 6 B). Hierher möchte ich nun auch die Spiralbildungen ziehen. Ist ein Spiralfaden vorhanden, so kann er innerhalb einer Hüllsubstanz differenziert sein, wie beim Menschen und Meerschweinchen (s. Fig. 6, 6 D und 43 A und B); er tritt dann äußerlich nicht hervor; oder aber er tritt äußerlich, einem Spiralsaume gleich, mehr oder minder deutlich in die Erscheinung (Fig. 29, Fringilla). In einem solchen Falle ist immer eine größere oder geringere Menge Zwischensubstanz zwischen dem Hauptfaden und dem Spiralfaden vorhanden, und wenn der letztere sich ein wenig weiter vom Hauptfaden mit seinen Windungen entfernt, dann gelangen wir auch hier zwischen beiden Fäden zu einer Membranbildung. Es erscheint mir dabei nicht

von großem Belang, ob die Bildung eine spiralige oder einseitig angeheftete ist; ich bin der Meinung, und das sollte noch einmal besonders hervorgehoben sein, daß alle diese Bildungen als verwandte anzusehen sind. — Vgl. hierzu die Bemerkungen auf S. 116 ff.

5. Varietäten der Spermien; Spermatophoren; Reifungserscheinungen.

Von wichtigeren Varianten sind bei den Spermien zu erwähnen: die dimorphen Formen, die Riesenspermien, die Doppelspermien und die Bündelspermien. Dazu treten dann Formabweichungen, die als Mißbildungen aufgefaßt werden müssen. S. No. 6.

Von besonderem Interesse ist der, wie es scheint, häufiger vorkommende Dimorphismus der Spermien bei ein und demselben Individuum. Insbesondere studiert ist derselbe bei Paludina vivipara, wo ihn 1836 v. Siebold entdeckte (Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der wirbellosen Tiere, Müller's Arch. für Anat. und Physiologie, 1836, S. 232) und wo er von Max v. Brunn (M. 2605), Auerbach (3b) und neuerdings von Meves (172a) auch genetisch genau verfolgt wurde, s. Spermiogenese. Die beiderlei Formen werden hier als die haarförmigen und die wurmförmigen unterschieden. Die ersteren haben, nach der Schilderung M. v. Brunn's, die gewöhnliche Spermienform mit 6-fach schraubenförmig gewundenem Kopfe, deutlichem langen Verbindungsstücke und Hauptstücke des Schwanzes; sie messen 88 μ. Die anderen, wurmförmigen, sind über doppelt so lang und mehr als doppelt so dick; ein Kopfstück ist kaum abgesetzt, und geht das Spermium in nahezu gleicher Stärke bis zum Schwanzende fort, wo wie aus einer Hülse 8—10 feinste Fibrillen hervorragen.

Aehnliche Dimorphismen sind noch beschrieben durch Leydig bei Notommata Sieboldii, durch Schenk und Köhler bei Murex brandaris, bei Ampullaria und anderen Prosobranchiern durch M. v. Brunn und Brock, bei Pygaera (Lepidoptera) durch Meves (172a). Am weitesten ist neuerdings v. Bardeleben (15 u. 17) gegangen, indem er auch bei Säugetieren, insbesondere bei Monotremen, und auch beim Menschen einen regelmäßigen Dimorphismus annehmen zu müssen glaubte. Weitere spermiogenetische Untersuchungen haben indessen hier eine irrtümliche Deutung richtig beobachteter Vorgänge ergeben. Uebrigens hat v. Bardeleben (12, 20, 22) mit Recht auf die zahlreichen Varianten der gewöhnlichen Form menschlicher Spermien hingewiesen.

Ueber die Bedeutung des geschilderten Dimorphismus läßt sich bis jetzt noch nichts Bestimmtes aussagen. Die übrige Litteratur findet sich bei M. v. Brunn, Auerbach und Meves.

Eine weitergehende Bedeutung für den Dimorphismus wird neuerdings durch Brandes (57a) geltend gemacht, indem er ihn mit den zweierlei Zellen der Hodenkanälchen, den vegetativen und germinativen Hodenzellen Benda's, in Verbindung bringt (s. w. u. Spermiogenese), und durch seine Befunde bei der Spermiogenese der Assel. Hier sollen die einzelnen Spermien aus je 2 Zellen entstehen, von denen die eine den Perforationsapparat, die andere das übrige liefert. In anderer Art hatte v. Bardeleben (l. c.) je 2 Zellen für die Bildung jedes Spermium herangezogen, doch haben sich seine Deutungen nicht aufrecht erhalten lassen.

Im Anschlusse hieran ist der „Riesenspermien“ zu gedenken, merkwürdiger, sehr großer Spermien, welche, wie es scheint, fast bei allen Tierarten vorkommen. Sie wurden von v. LA VALETTE ST. GEORGE (249, Arch. m. A., Bd. XXVII, S. 394) zuerst (bei Hyla arborea) gesehen und „Riesenspermatosomen“ benannt; vgl. Fig. 22. Später haben sie J. BROMAN (bei Bombinator — 60, 61) und REGAUD (212) genauer und auch entwickelungsgeschichtlich verfolgt; ferner gehört die hier wiedergegebene Figur 42, Menschenspermium, nach v. WIEDERSPERG (260), wohl hierher. BALLOWITZ (5 I, III) giebt für Fische und Vögel, BOLLES LEE (M. 2569) für Nemertinen Aehnliches an. Auch hier fehlt uns noch ein Verständnis der Bedeutung; weiteres s. unter „Spermiogenese“.

Vielfach sieht man — vgl. insbesondere die Arbeiten von F. HERMANN (116) und SABATIER (227) über Selachier und die vieler anderen Autoren über Spermiogenese bei Evertebraten — die Spermien regelmäßig in größere Bündel zusammengeordnet. Unter den Vertebraten trifft man dies sehr häufig bei Cavia cobaya. Im Innern der weiblichen Genitalien, vielfach auch schon früher in den ausführenden Samenwegen, gliedern sich die Bündel in die einzelnen Spermien auf. Bei manchen Arten, wie insbesondere bei den Cephalopoden (NEEDHAM'sche Körper), manchen Arthropoden, z. B. Astacus, u. a. wird um ein oder mehrere solche Spermienbündel eine Art Kapsel gebildet, wodurch die Spermien zusammengehalten werden, „Spermatophore“. Als „Samenstäbchen“ bezeichnet LEUCKART (Artikel „Zeugung“ in WAGNER's Handwörterbuch der Physiologie) ein durch eine Kittmasse fest verklebtes Packet Samenfäden ohne besondere Hülle. Die Männchen bringen beim Begattungsakte diese Spermatophoren oder diese Samenstäbchen in die Geschlechtsöffnung des Weibchens hinein oder befestigen sie in unmittelbarer Nähe derselben. Nach Auflösung der Hülle der Spermatophoren werden die Spermien frei und erlangen dann erst ihre volle Beweglichkeit. Bei den NEEDHAM'schen Körpern sind besondere Sprengvorrichtungen vorhanden.

BALLOWITZ hat die ohne Spermatophoren bestehende gruppenartige Zusammenlagerung als „Spermatozeugma“ bezeichnet.

Hiervon ist die vom demselben Autor als „Spermosyzygie“ benannte Erscheinung wohl zu trennen. Bei dieser Form handelt es sich um eine regelmäßig vorkommende innige Verkuppelung je zweier Spermien zu einem Doppelgebilde eigentümlicher Art. Beobachtet wurde diese Syzygie inbesondere bei Coleopteren, vor allem bei Dyticiden und dann bei Beuteltieren, wo SELENKA (M. 914) sie zuerst auffand. BALLOWITZ (4b u. 4c) sah sie gleichzeitig bei Dyticiden; ihre erste genauere Schilderung bei diesen gab AUERBACH (2 u. 3), später BALLOWITZ (10), der auch Drillingskuppelungen beschreibt. Auch bei Astacus fluviatilis hat G. HERRMANN (M. 3445) Doppelspermien gefunden, ebenso BROMAN (61) bei Bombinator, wo sich Beziehungen zur Riesenspermienbildung herausgestellt haben.

Nach AUERBACH und SELENKA sollen sich die beiden konjugierten Spermien, bevor sie bis zur Eizelle gelangen, wieder trennen; dies ist jedoch bei den Dyticiden nach BALLOWITZ' Befunden nicht immer der Fall, da er vielfach noch im Receptaculum seminis der Weibchen Doppelspermien fand. Ob der Fall bei Astacus und Didelphys einerseits und der von

Dyticus andererseits gleichartig liegt, kann bezweifelt werden, denn bei Dyticus findet, worauf AUERBACH (3) aufmerksam macht, die Kuppelung erst statt, nachdem die schon frei beweglichen Spermien fast ihre volle Ausbildung erlangt haben; bei Astacus und wahrscheinlich auch bei Didelphys bleiben beide Spermien von ihrer Entwickelung an verbunden. Eine derartige entwickelungsgeschichtliche Verkuppelung zu dreien hat auch SARS bei Mysis [citiert nach AUERBACH (3)] beobachtet.

Was die Bedeutung dieser Paarung anlangt, so hat schon SELENKA auf die dadurch erzielte Verstärkung der Bewegung hingewiesen, und BALLOWITZ stimmt dem zu. Uebrigens sieht letzterer die Syzygien nur als einfachere Fälle der Zeugmen an.

Wir können passend an dieser Stelle auch der Formänderungen gedenken, welche die Spermien noch auf dem langen Wege vom Hoden bis zur Ejakulationsöffnung in den verschiedenen Abschnitten der männlichen Geschlechtsorgane und während ihres Aufenthaltes im Innern der weiblichen Geschlechtswege bis zum Eintritte in das Ei erleiden, Formänderungen, die man zu den „Reifungserscheinungen“ zählen kann. Diese Reifungserscheinungen sind indessen wohl von den sogenannten „Reifeteilungen“ zu sondern, welche an den Bildungszellen der Spermien auftreten und bei der Spermiogenese zu besprechen sind. Den mitgeteilten Beobachtungen zufolge ist anzunehmen, daß die Spermien aller Tiere, wenn sie, wie zumeist, längere Strecken männlicher Geschlechtswege bis zur Ausstoßung zu durchlaufen haben, solche Veränderungen aufweisen. Beim Menschen bestehen sie im folgenden: Die Samenfäden verlieren im Ductus deferens meist die protoplasmatischen Anhänge, welche sie noch in den Hodenkanälchen und im Anfange des Nebenhodens zeigen; sie isolieren sich völlig voneinander, falls sie in Gruppen lagen; sie nehmen noch ein wenig an Länge zu, wie mir scheint, doch fehlen mir noch exakte Messungen in ausreichender Zahl. Endlich, und das scheint besonders wertvoll, gewinnen sie erst in den Samenblasen und nach Zutritt des Succus prostaticus ihre volle Beweglichkeit. Aehnliches gilt auch für die Säugetiere. Von weiteren Formänderungen, die er als Reifungserscheinungen bezeichnet, berichtet MEVES beim Meerschweinchen: Hier werden die Köpfe im Nebenhoden kleiner, zum Teil, wie MEVES meint, durch Substanzverdichtung, zum Teil scheinbar, durch Ausbildung der vorhin (S. 139 und Figg. 36 B und 37) beschriebenen Krümmungen. Ferner bilden sich die Abkömmlinge des hinteren Centrosoms, die 4 am proximalen Ende des Verbindungsstückes befindlichen hinteren Knöpfchen (*Nd. p.* Fig, 36 A) allmählich zurück, insbesondere die beiden mittleren — welche in Fig. 36 B auch nicht mehr gezeichnet sind, während sie auf dem jüngeren, in Fig. 50 g und h abgebildeten Stadium noch hervortreten —, ebenso der am distalen Ende des Verbindungsstückes befindliche Schlußring, *Ann.* in Fig. 36 A. Vgl. hierzu die Bemerkung in der Erklärung dieser Figur S. 140 [1]). Endlich legt sich die cytoplasmatische Hülle im Bereiche des Verbindungsstückes der Spiralhülle dichter an.

1) Ich möchte hier sogleich auf ein Versehen aufmerksam machen, welches S. 141 im Reindruck stehen geblieben ist: in Zeile 2 v. o. muß es statt „vorn“ heißen „hinten“, so daß der betreffende Satz lautet: „Die beiden mittleren Fäden divergieren nach hinten ventral und nach hinten dorsal“. Es ergiebt dies auch die Betrachtung der Figuren 36 B und 50 g ohne weiteres.

Was die im Innern der weiblichen Geschlechtswege noch vor sich gehenden Veränderungen anlangt, so gedenke ich der Beobachtungen von Ed. Van Beneden und Julin bei Ascaris megalocephala (M. 1224, 1225, 1226 u. 2542), von Selenka (M. 914), Hallez (Compt. rend., T. LXXIX), Bertkau (Sitzungsberichte der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- u. Heilk. Bonn, 1881), Eimer (M. 2612) und Ballowitz (7).

Die Ascaris-Spermien zeigen sich im Uterus der Weibchen von sehr variabler Gestalt, sie erlangen erst hier ihre volle Ausbildung. Die Doppelspermien von Didelphys trennen sich nach und nach im Innern der weiblichen Geschlechtswege. Hallez fand bei Brachyuren, daß die Spermien in der Bursa copulatrix der Weibchen eine spindelförmige Gestalt annahmen. Wenn die Spermien, wie bei den Fledermäusen, längere Zeit im Innern der weiblichen Genitalien verweilen, ehe sie zum Ei gelangen, dann stellen sich Aenderungen an ihnen ein, die man als Macerationserscheinungen bezeichnen könnte (Eimer, Ballowitz).

Im allgemeinen muß zu den Formverschiedenheiten der Spermien, insbesondere auch beim Menschen, noch gesagt werden, daß, abgesehen von den Reifeerscheinungen, Dimorphismen und Riesenformen, noch allerlei individuelle Formvariationen vorkommen, die, wie vorhin berührt, neuerdings insbesondere von v. Bardeleben angezeigt sind. Aber es liegen auch Beobachtungen aus älterer Zeit dafür vor, unter anderen von R. Wagner (Lehrb. d. Physiologie 1839), Lallemand (Ann. des Scienc. natur., Ser. 2, T. XV, 1841) und von A. Kölliker (127—129); namentlich führen diese Autoren Größenunterschiede bei verschiedenen Individuen an. Grohe (101a) meint, daß hier Kontraktionszustände der Spermienköpfe im Spiel sein könnten.

6. Pathologische Erscheinungen.

Was die pathologischen Veränderungen am Gesamtsperma anlangt, so sind die durchgreifendsten die Azoospermie, d. i. das Fehlen von Spermien im Ejakulat, was sowohl auf Nichtbildung derselben, als auch auf Abschluß der samenbereitenden Kanäle von den übrigen ausführenden Wegen beruhen kann, und der Aspermatismus. Letzterer besteht in dem Fehlen jeglichen Ejakulates, wobei der Ejakulationsreflex ausgelöst sein kann, oder es auch nicht einmal zu diesem kommt, selbst wenn vollkommene Erektion besteht. Hier ist eine große Verschiedenheit der Formen und Ursachen vorhanden, worüber insbesondere P. Fürbringer (89a) eingehender handelt. Als bemerkenswert führe ich die Fälle an, in denen das Sperma in die Urethra posterior und von da rückwärts in die Harnblase ejakuliert wird, bei Hindernissen in der Gegend des Colliculus seminalis.

Bei der Azoospermie können alle sonstigen Empfindungen und Funktionen des männlichen Geschlechtslebens vollkommen bestehen. Dieser Zustand kommt häufiger vor, als man früher geglaubt hat; er ist natürlich nur durch wiederholte genaue mikroskopische Untersuchung des Ejakulates sicherzustellen.

Sperma mit wenig Spermien und wenig anderen körperlichen Elementen erscheint heller und dünnflüssiger, gerinnt auch weniger

gut. Fürbringer (l. c.) giebt an, daß auch die Spermien selbst in pathologischen Fällen der eben aufgeführten Art abnorm durchsichtig erscheinen können. Endlich wäre dann noch der pathologischen Beimischungen von Blutkörperchen und deren Pigmentabkömmlingen, von Eiterkörperchen und Mikroben verschiedener Art (Haemosperma, Pyosperma, Mikrobiosperma [m]) zu gedenken. Bezüglich der Mikroben hat die Frage nach dem Vorkommen von Erregern der Syphilis und der Tuberkulose naturgemäß das meiste Interesse erregt und eine große Anzahl von Untersuchungen hervorgerufen. Da wir den pathogenen Erreger der Lues nicht kennen, blieben darauf zielende Untersuchungen bis jetzt ohne Erfolg. Nach den Experimenten von Jäkh (Ueber den Bacillengehalt der Geschlechtsdrüsen und des Sperma tuberkulöser Individuen, Virchow's Arch. f. pathol. Anat., Bd. CXLII, S. 101, 1895) scheinen Tuberkelbacillen im Inhalte der sonst nicht veränderten Samenblasen Tuberkulöser vorzukommen und mit Erfolg auf Meerschweinchen überimpft werden zu können.

An den Spermien selbst sind sowohl in der Formgestaltung, wie auch in dem funktionellen Verhalten pathologische Erscheinungen festgestellt worden. Bei den pathologischen Formen müssen wieder die Mißbildungen — Teratospermien — von den übrigen pathologischen Bildungen unterschieden werden. Regaud (212), falls ich ihn recht verstehe, rechnet u. a. die Riesenspermien zu den teratologischen Formen, zu denen sicher wohl die doppelköpfigen Spermien mit einfachem Schwanze und die doppelschwänzigen Spermien mit einfachem Kopfe, sowie die mehrspießigen Spermien zu rechnen sind. Regaud fand (212) im Ejakulate eines Neurasthenikers mehrfach solche Doppelkopfspermien, die vollkommen beweglich waren; die doppelschwänzigen und mehrspießigen Spermien beschreibt u. a. Broman (61) bei Bombinator. Auch bei anderen Tieren sind abweichende Spermienformen beschrieben worden, so von G. Herrmann (M. 3445) bei Dekapoden und von Regaud (212) bei verschiedenen Säugetieren. Es bestehen offenbar Beziehungen zur Riesen- und Doppelspermienbildung (Syzygie). Als einfach pathologische Formen sind zu bezeichnen die verkrüppelten Spermien mit mangelhaft ausgebildeten oder leicht abbrechenden Köpfen und Schwänzen; es kann hierbei eine gewisse Beweglichkeit bestehen bleiben. Schon R. Wagner (Lehrbuch der Physiologie) erwähnt dieser verkrüppelten Bildungen. Inwieweit die mißgebildeten oder sonst pathologischen Spermienformen noch befruchtungsfähig sein mögen, darüber läßt sich zur Zeit nichts Bestimmtes aussagen.

Störungen der Funktion geben sich kund in träg sich bewegenden oder gar völlig bewegungslosen Spermien mit Oesenbildungen ihrer Schwänze. Hierher rechnen wir wohl am besten auch das Vorkommen zahlreicher unausgereifter Spermien mit Protoplasmaanhängen, und isolierter Köpfe und Schwänze im frischen Ejakulate, wie dies einen nicht seltenen Befund bei Pollutionisten, Spermatorrhoikern und Onanisten darstellt. Da die Bewegungen der Spermien zu normaler Lebhaftigkeit vorzugsweise erst durch den Zutritt des Succus prostaticus angefacht werden (P. Fürbringer 89a), so kann in manchen Fällen die mangelhafte Bewegung derselben auf Fehlen der Prostatasekretion beruhen.

Erkrankungen der Hoden beeinflussen die Spermiogenese in etwa

intakt gebliebenen Teilen des Organes nicht, wie mehrfach nachgewiesen worden ist (Vgl. CORDES, (71).

Akute Allgemeinerkrankungen schädigen in den meisten Fällen die Spermatogenese in mehr oder minder hohem Grade: entweder finden sich bei dahin gehörenden Kranken wenige Spermien oder gar keine — es müssen dieselben aufgelöst worden oder in Detritus zerfallen sein. In anderen Fällen zeigen sich auch die Bildungszellen der Spermien bis zu den Stammzellen (Spermatogonien) hinab verändert; insbesondere kommen vielkernige Spermatocyten und Spermatiden vor — vgl. hierzu die Arbeiten von MAXIMOW (159a—160a) und REGAUD (212) und den Abschnitt „Spermiogenese". Bei chronischen Leiden kommt es vor allem auf die Dauer derselben und den gesamten Ernährungszustand an; ist dieser ein mangelhafter, so sistiert auch die Spermiogenese; hiermit stimmen die Versuche von GRANDIS (citiert bei CORDES), der bei hungernden Tauben Ausfall der Spermiogenese schon nach wenigen Tagen feststellen konnte. Die fertigen Spermien starben ab, ebenso wie die meisten Samenbildungszellen; der Detritus wurde resorbiert; nur die wandständigen Zellen blieben erhalten. Die Mitteilung von CORDES, der ich diese Daten entnehme, enthält noch weitere Litteratur.

Als immerhin bemerkenswerter Casus rarissimus mag der von O. BECKMANN (VIRCHOW's Archiv für pathol. Anat., Bd. XV, S. 540, 1858) beschriebene Fall eines erbsengroßen Konkrementes aus dem Ductus ejaculatorius eines alten Mannes hier angereiht sein; der nach Auflösung der Kalksalze in ursprünglicher Form und Größe verbleibende Rest des Konkrementes bestand ganz aus wohlerhaltenen Spermien, die durch ein in Alkalien aufweichendes homogenes Bindemittel zusammengehalten wurden.

Von Interesse ist ferner der jüngst mitgeteilte Befund PLATO's (Ueber die vitale Färbbarkeit der Phagocyten des Menschen und einiger Säugetiere mit Neutralrot, Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgeschichte, Bd. LVI, S. 868 [892], 1900), daß vielfach die Spermien auch von Phagocyten aufgenommen und verdaut werden. Nach REGAUD und MAXIMOW (l. l. c. c.) werden auch von den vegetativen Hodenzellen (SERTOLI'schen Zellen) fertige Samenfäden durch Phagocytose zum Schwinden gebracht. Nach REGAUD beträfe dies vorzugsweise Spermien, die abnorm entwickelt oder in der Entwickelung zurückgeblieben sind.

7. Zahl und Größe der Spermien.

LODE (148 u. M. 2623) hat die Zahl der Spermien beim Menschen und Hunde durch ein ähnliches Zählverfahren, wie es für die Bestimmung der Blutkörperchenzahl angewendet wird, ermittelt. Beim Menschen wurden auf 1 Kubikmillimeter Ejakulat 60876, beim Hunde 61795 Spermien gefunden, also, darf man sagen, fast gleiche Zahlen, die aber bedeutend gegen die Zahl der roten Blutkörperchen in dem gleichen Quantum Blut (bekanntlich 5 Millionen) zurückstehen. Auf das Gesamt-Ejakulat berechnet, ergaben sich beim Hunde für dieses (= 950 mm^3) 55778000, beim Menschen, dessen Ejakulat im Mittel 3373 mm^3 beträgt, über 200 Millionen Spermien. LODE berechnet daraus, daß ein Mann während seiner zeugungsfähigen Jahre rund 340 Billionen Samenfäden hervorbringt. Vergleicht man damit die 200 Eier, welche das menschliche Weib (nach HENSEN) in seinen beiden Eierstöcken

Objekt	Bezeichnung des Teiles	Länge µ	Breite µ	Dicke µ	Beobachter
	Mensch und Säugetiere.				
1. Spermium vom Menschen	Gesamtspermium Kopf Verbindungsstück Schwanz	52—62 4,5 6 41—52	 2—3	 1—2 0,7—1	W. Krause, Handb. der menschl. Anat., Tl. I, S. 259 ff., Hannover 1876
2. Canis familiaris	Gesamtspermium Kopf Verbindungsstück Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	66 6 10 60			
3. Felis domestica	Gesamtspermium Kopf Verbindungsstück Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	54 4 7 50			
4. Erinaceus europaeus	Gesamtspermium Kopf Verbindungsstück Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	85 5 10 80			
5. Mus decumanus	Gesamtspermium Kopf Verbindungsstück Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	170—210 10 56 160—200			
6. Mus musculus	Gesamtspermium Kopf Verbindungsstück Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	107 7 24 100			
7. Sciurus vulgaris	Gesamtspermium Kopf Verbindungsstück Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	138 8 10 130			
8. Cavia cobaya	Gesamtspermium Kopf Verbindungsstück Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	93 13 11 80			
9. Bos taurus	Gesamtspermium Kopf Verbindungsstück Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	65 8 12 57			2—10 Fürst (90). Die zu No. 7 (Sciurus) angegebene Zahl 0,013 mm als Schwanzlänge ist wohl ein Druckfehler. Ich nehme 0,13 mm an.
10. Phascogale albipes	Gesamtspermium Kopf Verbindungsstück Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	263 13 23 250			
11. Vesperugo	Hals	0,7—0,9			Ballowitz (7)
	Vögel.				
12. Fringilla caelebs	Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	259			Ballowitz (7)

Objekt	Bezeichnung des Teiles	Länge μ	Breite μ	Dicke μ	Beobachter
		Reptilien.			
13. Crocodilus madagascariensis	Gesamtspermium	20—27			Völtzkow (716)
		Amphibien.			
14. Bufo calamita	Gesamtspermium	62—91			v. la Valette St. George (249)
	Kopf	17—21			
	Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	45—70			
	Membran		4		
15. Rana esculenta	Kopf	15—21	2—3		Derselbe (249)
	Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes) (Schätzung nach der Zeichnung)	37—52			
16. Hyla arborea	Kopf	210	2,5		Derselbe (249)
	Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	52			
17. Alytes obstetricans	Kopf	29	1,7		Derselbe (249)
	Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	78			
	Membran		5,2		
18. Siredon pisciformis	Kopf	110—130			R. Fick (363)
	davon der Spieß	9,6			
	Verbindungsstück	9,6	1,7		
	Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	250—300	1,2		
	Gesamtspermium	360—430			
		Fische.			
19. Esox lucius	Kopf	2,2			Ballowitz (5 III)
	Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	41			
20. Salmo salar.	Kopf	4—4,5	3—3,5	2—2,5	W. His (M 2775)
21. Acipenser sturio	Kopf	4,5			Ballowitz (5 III)
	Verbindungsstück	2			
	Schwanz (einschl. des Verbindungsstückes)	45			
	Gesamtspermium	49,5			
22. Raja clavata	Kopf	50			Ballowitz (5 III)
	Verbindungsstück	15			
	Schwanz	150			
	Gesamtspermium	215			
		Acrania. Evertebraten.			
23. Amphioxus lanceolatus	Kopf	1			Sobotta (561)
	Schwanz	15—20			
24. Paludina vivipara	haarförmige Spermien, Gesamtlänge	88			M. v. Brunn (M 2605)
	wurmförmige	180—190			

zur befruchtungsfähigen Reife bringt, so kommen auf jedes derselben nahezu 850 Millionen Spermien, während doch nur ein einziges Spermium für jedes Ei nötig ist. Lode weist darauf hin, daß hiermit eine Sicherung der Befruchtung gegeben sei, wie wir sie günstiger auch im Pflanzenreiche nicht finden.

In der Tabelle auf Seite 158 und 159 sind die Größenverhältnisse der Spermien des Menschen und einer Anzahl Tiere zusammengestellt.

Die kleinsten Spermien unter den Wirbeltieren hat wohl Amphioxus, die größten, nach Spengel's (M. 2955) Messungen, Discoglossus pictus mit 2000 μ = 2 mm, wie sich denn die Amphibien überhaupt durch sehr große Spermien auszeichnen. Geotriton fuscus z. B. hat (nach Wiedersheim, Salamandra perspicillata und Geotriton fuscus, Würzburg 1875) Spermien von 700 μ Länge.

Unter den Wirbellosen hat Cypris ovum (Ostracoda) gigantische Spermien; sie messen ebenfalls 2 mm und darüber; sind also viel länger als das Tier selbst, welches nur 0,5—0,6 mm Länge erreicht (s. Zenker, Archiv f. Naturgeschichte, Bd. XX; dort wird das Maß der Spermien zu $^2/_3$—1 Linie angegeben; 1 Linie = 2,22 mm nach rheinländischem Fußmaß, 2,25 mm nach Pariser Fußmaß).

γ) Spermiogenese.

Die Darstellung der Entwickelung der Spermien hat sich in drei Teile zu gliedern: 1) die Stammesentwickelung der Spermien bis zum ersten Auftreten eines besonderen männlichen Keimorganes (Hoden) mit den Ursamenzellen, Archispermiocyten darin; 2) die Weiterentwickelung der Ursamenzellen bis zu dem Endstadium der zelligen Entwickelungsformen oder Vorformen der Spermien, den Spermatiden; 3) die Umwandlung der zelligen Vorformen in die definitive Sphären- oder Fadenform. Will man diese drei Entwickelungsabschnitte mit besonderen Namen belegen, so könnten die Bezeichnungen: Spermiophylogenese, Spermiocytogenese und Spermiohistogenese (oder, kürzer, Spermiogenese) gewählt werden.

Während der beiden ersten Abschnitte haben wir es mit den zelligen Vorformen der Spermien zu thun, die im wesentlichen Wachstums- und Vermehrungserscheinungen — letztere durch eigenartige Mitosen — zeigen; im dritten Abschnitte handelt es sich nur noch um die Ausgestaltung der definitiven, zur Kopulation mit der Eizelle geschickten Form, zur Herstellung der Spermie aus ihrer unmittelbaren Bildungszelle, der Spermatide. Hierbei können noch Wachstumsvorgänge vorhanden sein; meist handelt es sich aber um eine Reduktion.

1. Spermiophylogenese.

Bei der Spermiophylogenese kommt in Frage, von welchen Furchungs- bezw. Keimblattzellen die Bildungszellen der Spermien abstammen, und auf welche Zellen sie in der phyletischen Entwickelung der Lebewesen letztlich zurückzuführen sind.

Mehr und mehr häufen sich in den beiden letzten Jahrzehnten Befunde, welche dafür sprechen, daß die Geschlechtszellen, wie

wir die Spermien und die Eier — einschließlich ihrer Vorstufen — im allgemeinen bezeichnet haben, eine besondere Art von Zellen darstellen, die bereits in den ersten Stadien der Furchung auftreten, sich von den übrigen Zellen, die die sonstigen Teile des neuen Individuums, insbesondere dessen Gewebe bilden, den somatischen oder Körperzellen, alsbald sondern und in ununterbrochener Vermehrungsfolge den sämtlichen Spermien oder Eiern eines männlichen bez. weiblichen Individuums zur entwickelungsgeschichtlichen Grundlage dienen. Indem sonach die Geschlechtszellen auf der einen Seite aus dem mit einem Spermium kopulierten Ei unmittelbar hervorgehen, auf der anderen Seite aber wieder neuen Eiern und Spermien zum Ursprunge dienen, stellt sich ihre Stammesentwickelung als eine kontinuierliche Bahn — Keimbahn V. HAECKER — dar, die innerhalb einer Art von einem Individuum in das andere ohne Unterbrechung übergeht. Danach treten bei jedem Metazoen-Individuum seine Geschlechtszellen in einen Gegensatz zu den Körperzellen (Somazellen, somatischen Zellen).

Da die Verhältnisse bei der Entwickelung der Eier ganz dieselben sind, so wird erst bei der Ovogenese näher auf die Phylogenie der Geschlechtszellen eingegangen werden. Hier sei nur noch so viel gesagt, daß die Geschlechtszellen ursprünglich keinem bestimmten Keimblatte angehören, was sich auch sehr wohl begreift, wenn wir erfahren, daß wahrscheinlich schon in den beiden ersten Furchungszellen der Gegensatz zwischen der Geschlechtszellen- und Körperzellenanlage vorhanden ist. Bei den meisten Geschöpfen finden sich die Geschlechtszellen, sobald die Keimblätter ausgeprägt sind, im Mesoderm. Dort häufen sie sich nun an bestimmten Stellen im Laufe der weiteren Entwickelung an, indem sie unter Zuziehung von Körperzellen die Geschlechtsdrüsen, Hoden und Eierstöcke bilden. Bis zu dem ersten Auftreten dieser Organe, also bis zur bestimmten Lokalisation der Geschlechtszellen, rechnen wir den ersten Abschnitt der Samenkörper- und Eientwickelung.

Den Namen „Geschlechtszellen“ gebrauchen wir einmal als Sammelnamen für sämtliche Glieder im Laufe der Keimbahn; insbesondere aber bedienen wir uns seiner noch als Specialbezeichnung für diejenigen Zellen der Keimbahn, welche keinerlei Verbindung mit den somatischen Zellen mehr zeigen, also zuerst als reine Geschlechtszellen auftreten, und zwar bis zu ihrer Lokalisation in der Anlage der Geschlechtsdrüse hin. Da hiermit ein neuer Abschnitt der Spermiogenese beginnt, so empfiehlt sich für die weitere Generation der Geschlechtszellen ein besonderer Name, und wir wählen bei den männlichen Embryonen die von V. LA VALETTE ST. GEORGE (250, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12, p. 801) zuerst gebrauchte Bezeichnung „Ursamenzellen“, welches Wort man, um einen internationalen Ausdruck zu haben, mit „Archispermiocyten“ wiedergeben kann[1]).

---

1) V. LA VALETTE ST. GEORGE gebraucht den Namen „Ursamenzellen“ in einem anderen Sinne, als es hier geschieht, nämlich als deutsche Bezeichnung für die von ihm sonst als „Spermatogonien“ bezeichneten zelligen Vorstufen der Spermien. Da der Name „Ursamenzellen“ in diesem Sinne (für Spermatogonien) sich aber kaum eingebürgert hat — man liest fast stets (auch bei V. LA VALETTE) „Spermatogonien“ — so darf ich ihn wohl als freigegeben ansehen und ihn anderweitig verwenden.

2. Spermiocytogenese.

Indem wir unter „Ursamenzellen" die zuerst in der embryonalen männlichen Keimdrüse sichtbar werdenden Geschlechtszellen verstehen, müssen wir alsbald bemerken, daß es mit unseren jetzigen Hilfsmitteln unmöglich ist, genau anzugeben, sowohl wann sie zuerst dort auftreten, als auch auf wie viel Zellenfolgen im Hoden sich dieser Begriff ausdehnen darf. Die Ursamenzellen (Archispermiocyten) werden bei den meisten Wirbeltieren zuerst in dem von mir als „Keimepithel" bezeichneten Cylinderzellenbezuge der (männlichen) Keimdrüsenoberfläche gesehen, und zwar als größere, rundliche, hellere und mehr bläschenförmige Zellen zwischen den deutlich cylindrischen Zellen des Keimepithels, von denen sie sich abheben. Beiläufig sei angeführt. daß dies bei jungen Hühnchenembryonen von 3.—5. Tage der Bebrütung ab der Fall ist. Aber es muß hier gleich gesagt werden, daß wir nach unserer jetzigen Kenntnis nicht imstande sind, zur Zeit, wann bei den Wirbeltieren die Keimdrüsenanlage zuerst als solche sicher unterscheidbar wird, zu sagen, ob es eine männliche oder weibliche, eine Hoden- oder eine Eierstockanlage sei. Um diese Zeit müssen wir es also noch unentschieden lassen, ob wir in den geschilderten rundlichen Zellen Ursamenzellen oder Ureizellen — dies sei die Bezeichnung für das homologe weibliche Element — zu erblicken haben. Wir können auch mit dieser Reserve noch nicht auskommen; denn es liegt die dritte Möglichkeit vor, daß die betreffenden Geschlechtszellen dieser Stufe noch „amphigen" sind, d. h. daß sie noch keinen bestimmten Geschlechtscharakter haben. Wir wissen überhaupt nicht, wann und wodurch die Keimzellen ihren männlichen oder weiblichen Geschlechtscharakter bekommen, so daß sie fortab mit Fug den Namen „Geschlechtszellen" führen dürfen. Man kann aber auf der anderen Seite, wie BENDA (34, p. 59) mit Recht bemerkt, die Thatsache, daß man in den ersten Entwickelungsstadien morphologisch kein Geschlecht zu erkennen vermag, nicht gegen die Wahrscheinlichkeit, daß schon bei der Befruchtung der Geschlechtscharakter bestimmt werde, anführen. (Vgl. B. HENNEBERG's Referat in den „Ergebnissen der Anatomie und Entwickelungsgeschichte", herausg. von MERKEL und BONNET, Bd. 7, Wiesbaden 1898, p. 697.)

W. NAGEL (M. 2930) hat insbesondere bei menschlichen Embryonen sich bemüht, möglichst früh, und zwar an dem anatomischen Verhalten der Geschlechtsdrüsenanlage die Merkmale aufzufinden, woran man ihr Geschlecht erkennen könne. Ich habe seine Präparate von 12 bis 13 mm langen, sehr gut konservierten Embryonen (Embryonen Fund M, l. c.) genau studiert und halte mit NAGEL die Geschlechtsdrüsen dieses Stadiums, in denen die Zellenhaufen, welche zusammen mit wenig Bindegewebe und Kapillaren den Hauptbestandteil der jungen Anlagen bilden, mehr längliche, strangähnliche Formen haben, und in denen die Geschlechtszellen spärlicher zu finden sind, für männliche, diejenigen, in denen die Zellenhaufen rundlich sind und die großen, hellen Geschlechtszellen reichlicher sich zeigen, für weibliche.

Von dem Augenblicke an, wo wir sicher sagen können, daß die vorliegende Keimdrüse ein Hoden sei, dürfen mit Bestimmtheit die sich in ihr vorfindenden Geschlechtszellen als „Ursamenzellen" be-

zeichnet werden. Ich würde vorschlagen, daß man sich darüber einigte, bis zu diesem Zeitpunkte Zellen derselben Form, welche man also in geschlechtlich noch nicht bestimmbaren Keimdrüsenanlagen findet, als „Geschlechtszellen" fernerhin zu benennen, so lange eben, bis die Differenzierung klar ersichtlich ist. Von SEMON (M. 2951 u. 2952) wird der gelegentlich auch schon von v. LA VALETTE ST. GEORGE (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 27, S. 5) gebrauchte Name „Urkeimzellen", von C. K. HOFFMANN (M. 2912, 2913) „Vorkeimzellen" für diese hochwichtigen Gebilde verwendet.

Verfolgen wir die Entwickelung sicher als solcher bestimmbarer Ursamenzellen weiter, so ist zunächst der Bau einer Hodenanlage — dieselbe stellt sich bei allen Wirbeltieren als fast gleich heraus — zur Zeit, wann wir sie als solche erkennen können, zu beschreiben; ich folge hier der von NAGEL für den Menschen gegebenen Schilderung. Die junge Anlage erscheint als ein auf der medialen Fläche der Urniere gelegener flacher, länglicher Wulst, der (bei Embryonen von 12 bis 13 mm Länge) auf dem Querschnitte 0,5 mm Breite bei 0,3 mm Höhe aufweist. Derselbe besteht aus einem Lager ansehnlicher cylindrischer Zellen, welche anfänglich in das anstoßende Peritonaealepithel — noch ohne scharfe Grenze — übergehen; es ist dies Zellenlager das von mir sogenannte „Keimepithel". Darunter findet sich ein vom Bindegewebe der Urniere abstammendes spärliches Stroma. Zur Zeit, wann der männliche Charakter der Keimdrüse schon erkennbar ist, zeigen sich in diesem Stroma längliche Zellstränge, Sexualstränge, eingebettet, welche, auch meinen Befunden nach, mit dem Keimepithel zusammenhängen, jedenfalls an dieser oder jener Stelle unmittelbar an dasselbe heranreichen. Sowohl in dem Keimepithel selbst, wie in den Sexualsträngen sind vereinzelt liegende größere, rundliche Zellen von dem vorhin geschilderten Verhalten, die Ursamenzellen, eingebettet; die übrigen Zellen der im Stroma liegenden Stränge haben eine ähnliche Beschaffenheit und Form wie die Cylinderzellen des Keimepithels.

In einem noch früheren Stadium, welches als ein „amphigenes" oder „indifferentes" bezeichnet werden muß, sieht man nur den Keimepithelwulst; ein Stroma darunter ist kaum entwickelt; jedenfalls liegen noch keine Zellenstränge darin. Im Keimepithelwulst findet man jedoch schon jene größeren rundlichen Zellen, die wir indessen, wie bemerkt, in diesem Stadium noch nicht als Ursamenzellen bezeichnen können, da wir den Charakter der Keimdrüsenanlage noch nicht zu bestimmen imstande sind. Im Anfange ihrer Entwickelung sind also, wie wir vorgreifend bemerken, männliche wie weibliche Keimdrüsen einander völlig gleich, und wir nennen für diese Zeit der Entwickelung, wie gesagt, die größeren rundlichen Zellen mit ihrer allgemeinen Bezeichnung „Geschlechtszellen".

Wie nun jene auf den späteren Stadien in der Hodenanlage sichtbaren Stränge entstehen, ist für die Wirbeltiere noch nicht mit Bestimmtheit entschieden; sicher ist nur das Eine, allerdings das Wichtigste: daß die Ursamenzellen, welche wir in den Strängen finden, von jenen größeren rundlichen Zellen abstammen, die von mir im Keimepithel nachgewiesen und seiner Zeit als „Ureier" bezeichnet wurden, und die ich nunmehr als „Geschechtszellen", bezw. bei sicher als männlich erkannten Keimdrüsen, auch bereits inner-

halb des Keimepithels als „Ursamenzellen“ benenne. Sicher ist ferner, daß diese Zellstränge die Anlage eines Teiles der späteren Samenkanälchen, aller Wahrscheinlichkeit nach der Tubuli contorti darstellen.

Unsicher ist noch die Art und Weise, wie die Ursamenzellen in die Sexualstränge, d. h. die Samenkanälchen-Anlagen hineingelangen, ob sie aktiv einwandern — v. la Valette St. George (250, Bd. 1) beschreibt sehr lebhafte amöboide Bewegungen bei einem Teile der Inhaltszellen der Samenkanälchen —, ob sie durch eine Art Durchwachsungsprozeß zwischen Keimepithel und Stroma aufgenommen werden (W. Nagel, M. 2930), oder wie sonst? Unsicher bleibt ferner, ob außer den Ursamenzellen auch noch die anderen Bestandteile des Inhaltes der fötalen Samenkanälchen, die cylindrischen Epithelzellen, später also deren Abkömmlinge: die verästigten Zellen Sertoli's (236) [Follikelzellen v. la Valette St. George's (250), Spermatoblasten v. Ebner's (74), vegetative Hodenzellen oder Fußzellen Benda's (34)], gleichfalls vom Keimepithel abstammen, oder ob sie von den Urnierenkanälchen, welche sicher in das Hodenstroma hineinwachsen und auf diese Weise die Verbindung mit den Ausführungswegen herstellen, abzuleiten sind? Mit anderen Worten, ob sämtliche Abschnitte der Hodenkanälchen: Tubuli contorti, recti und das Rete testis, von der Urniere abstammen, abgesehen von den in ihnen enthaltenen Ursamenzellen, oder ob etwa die Tubuli contorti mit ihren Ursamenzellen und ihren Epithelzellen vom Keimepithel abzuleiten sind, und nur die Tubuli recti und das Rete testis vom Wolff'schen Körper? Endlich kommen die interstitiellen Hodenzellen in Betracht, denen man neuerdings auch eine gewisse Rolle bei der Spermiogenese zugeschrieben hat, s. w. u.

Von einer Menge Einzelnheiten in der Darstellung der Entwickelung des Hodens, die von den Autoren noch verschieden angegeben werden, sehe ich hier gänzlich ab und verweise auf das Kapitel „Entwickelung der Geschlechtsorgane“, in welchem alles Erwähnte genauer dargelegt werden wird. Hier war nur die Genealogie der Spermien Schritt für Schritt zu verfolgen und dies konnte bis zu den Ursamenzellen, welche, wie sich zeigen wird, die Ahnenzellen der Spermien sind, in befriedigender Weise geschehen. Wir haben nunmehr den Weg von den Ursamenzellen innerhalb der Hodenkanälchen bis zu den Bildungszellen der Spermien, den Spermatiden, weiter zu schildern.

Daß der samenbereitende Teil der Hodenkanälchen vom Peritonäalepithel abstamme, ist zuerst von Bornhaupt für das Hühnchen angegeben worden (M. 2897). Später haben dann Semper (M. 2953), Balfour (M. 584—586) und Braun (M. 2899) für die Plagiostomen und Reptilien den sicheren Nachweis der Abstammung der Ursamenzellen in den Hodenkanälchen vom Keimepithel, bezw. von den darin gelegenen Geschlechtszellen, erbracht, für den Menschen insbesondere Janošik (M. 2914 u. 663) und Nagel (l. c.). Von anderen besonders wichtigen Arbeiten führe ich die großen Monographien von G. v. Mihalkovics (674) und von Richard Semon (mit eingehender Litteraturbesprechung — M. 2951 u. 2952) C. K. Hoffmann (M. 2912, 2913 u. 119a u. 662) und Jungersen (M. 2916) an. Bei der Besprechung der Ovogenese müssen wir auf diesen Gegenstand zurückkommen.

Die durch ein Hineinwachsen der Kanälchen der Urniere in die Hodenanlage hergestellte Verbindung der Samenkanälchen, speciell der Ursamenzellen und ihrer Endprodukte, der Spermien, mit den ableitenden Wegen (Ductus deferens u. s. f.), für welche ich bereits 1870 (591) eine Reihe von Untersuchungsergebnissen anführen konnte, fällt schon in eine sehr frühe Periode des Embryonallebens; eine genaue Zeitbestimmung für die Beendigung dieses Prozesses ist indessen kaum zu geben.

Im 5. bis 6. Entwickelungsmonate ist der Hoden beim Menschen (und bei Säugetierföten entsprechender Ausbildung) in seinen wesentlichen Teilen angelegt. Es ist eine deutliche Albuginea vorhanden, die mit kurz-cylindrischen Keimepithelzellen belegt ist und letztere von dem Parenchym der Keimdrüse völlig abtrennt. Man findet zwar noch vereinzelte Ursamenzellen zwischen den Epithelzellen der Albuginea (Mensch und Säugetiere); diese können jedoch, der starken Albuginea wegen, nicht mehr in das Innere des Hodens gelangen und fallen einer Degeneration anheim. Der ganze Prozeß der Spermienbildung, solange er besteht, ist nunmehr in das Innere der Samenkanälchen verlegt.

Wenn Neubildungen von Hodenkanälchen oder Hodenampullen — vgl. hierüber unter Anderen v. la Valette St. George (249, Bd. 28, 30, 39, und 250a), Semper (M. 2953), F. Hermann (115) und Friedmann (87) — vorkommen, was für die niederen Vertebraten wohl anzunehmen ist, so scheinen die Generationszellen der Spermien auch hier von bereits in die Keimdrüsenanlage hineingeratenen Ursamenzellen auszugehen. Ueber diese Vorgänge sind wir jedoch noch nicht hinreichend unterrichtet.

Das Hodenparenchym besteht, sobald die Samenkanälchen einmal gebildet sind, aus diesen mit einer Tunica propria versehenen Kanälchen und aus dem zwischen ihnen befindlichen bindegewebigen Stroma nebst reichlichen Gefäßen. Ueber dieses Stroma mit den in ihm gelegenen eigentümlichen Zellen, den „interstitiellen Hodenzellen“, wird später gehandelt werden. Die jungen Samenkanälchen enthalten zweierlei Zellen, die großen hellen, kugeligen, mit großem, rundlichen, dunklen Kerne versehenen Ursamenzellen und die zwischen diesen befindlichen cylindrischen Epithelzellen. Benda ll. cc. bezeichnet die ersteren, wie bemerkt, auch als „germinative“, die anderen als „vegetative“ Geschlechtszellen. Die letzteren sind auf den jeweiligen Schnitten in der Mehrzahl zu sehen, wenn auch, wie Benda, soweit ich an meinen Präparaten finde, richtig vermutet, nur in einer Lage angeordnet; etwa 4—6 Ursamenzellen sind auf den einzelnen Schnitten von gewöhnlicher Dicke anzutreffen. Fr. Merkel (162), welcher wohl der Erste war, der fötale und postfötale Samenkanälchen genauer untersuchte, v. la Valette St. George (250, Bd. 15), F. Hermann (115a), Prenant (M. 3447) sowie die meisten übrigen Autoren — vgl. die historische Darstellung bei Prenant — geben ebenfalls diese beiden Zellenformen als Inhalt der jungen Hodenkanälchen an. Nach Merkel sollen die Epithelzellen ein netzförmig zusammenhängendes Syncytium bilden, in dessen Maschen die germinativen Geschlechtszellen eingelagert sind.

Mit Ausnahme von Wachstumserscheinungen, bedingt durch mitotische Teilung der genannten beiderlei Zellarten (Benda, 34), sind weitere Veränderungen bis zum Eintritte der Geschlechtsreife, d. h.

in der inaktiven Periode, an den Hodenkanälchen nicht wahrzunehmen; nur giebt Merkel an, daß Verschiedenheiten zwischen Mensch und Rind einerseits und Raubtieren, Nagern, Einhufern, Dickhäutern u. s. w. andererseits vorkämen, insofern bei Mensch und Rind schon zu einer frühen Zeit der Entwickelung die Epithelialzellen sich zu jenem netzförmigen Syncytium und weiterhin zu den verästigten Zellen Sertoli's – s. w. u. — ausbildeten, während bei den übrigen Säugetieren dies erst zum Eintritt der ersten Brunstperiode geschähe. Ferner macht Merkel darauf aufmerksam, daß bei neugeborenen Knaben die germinativen Zellen (Ursamenzellen) sich auffallend vergrößert zeigen, sowohl gegenüber der Fötalperiode als auch gegen die späteren Zeiten der inaktiven Periode bis zur Pubertät. Es würde also unmittelbar nach der Geburt sich eine ähnliche gesteigerte Thätigkeit in den Hoden einstellen, wie sie sich z. B. in den Milchdrüsen zeigt. — Auf die Angaben Prenant's, die keine völlig inaktive Periode zulassen (M. 3447), komme ich später zurück.

Zur Zeit der Pubertät beginnt nun die Spermienbildung; wir wollen diese zunächst im allgemeinen betrachten und dann auf die Unterschiede bei Mensch und Tier (Brunstperioden) eingehen.

Die Bildung der Spermien vollzieht sich bei den Vertebraten und auch bei einem großen Teile der Evertebraten durch zwei nebeneinander herlaufende und in eigentümlicher Weise miteinander verknüpfte Prozesse: 1) die Entstehung der „Spermatiden“, d. h. der Vorstufen der Spermien, aus den Ursamenzellen und 2) die eigenartige Umbildung der Hoden-Epithelzellen zu „Nährzellen“ für die Spermatiden und für die aus diesen unter dem Einflusse der Nährzellen sich heranbildenden Spermien. Der Vorgang ad 1 verläuft, kurz gefaßt, so, daß die Ursamenzellen der Hodenkanälchen durch wiederholte Teilungen mit zwischengeschobenen Ruhepausen schließlich eine Zellengeneration produzieren, deren einzelne Glieder, Samenzellen 4. Ordnung, oder Spermatiden v. la Valette St. George, sich, jedes für sich, in eine Spermie umwandeln. Bei dem Vorgange ad 2 wandeln sich die cylindrischen Epithelzellen bei einer großen Reihe von Anamniern wie Amnioten in eigenartiger Weise zu besonders geformten Zellen, den von Sertoli bei den höheren Wirbeltieren entdeckten. von ihm als „cellule ramificate“ bezeichneten, jetzt gewöhnlich nach Benda „vegetative Hodenzellen“ oder „Fußzellen“ benannten Gebilden um, die mit den neugebildeten Spermatiden in Verbindung treten, um — das ist die wahrscheinlichste Bedeutung dieser Verbindung („Kopulation“ Benda, 34) — als „Nährzellen“ (Peter, 191) für die Spermatiden während ihrer Umformung zu den Spermien zu dienen.

Bei anderen Tieren (Urodelen z. B. — s. w. u. —) behalten diese vegetativen Zellen mehr die Form der ursprünglichen Epithelzellen, umschließen die Abkömmlinge der Ursamenzellen, so daß diese in „Follikelgruppen“ (Samencysten, Spermatocysten, v. la Valette St. George) zusammengefaßt werden, wobei die vegetativen Zellen das Epithel dieser Follikel bilden; v. la Valette St. George gab deshalb diesen vegetativen Zellen den Namen „Follikelzellen“. Es sind allerlei Uebergänge zwischen diesen Follikelzellen und den ausgesprochenen Fußzellen vorhanden, die, wie insbesondere Benda (37) nachgewiesen hat, beide auf die Epithelzellen der jungen Hoden-

kanälchen und auf die cylindrischen Zellen des Keimepithels zurückzuführen sind.

In diesem zweiten Abschnitte der Spermiogenese betrachten wir nur diejenigen Vorgänge, welche sich an den Ursamenzellen abspielen und bis zur Entstehung der Spermatiden führen. Im dritten Abschnitte wird die Umwandlung der letzteren in die Spermien, sowie die der Epithelzellen in die Fußzellen und das Verhalten der Spermatiden und Spermien zu den Fußzellen besprochen.

Die Ursamenzellen erscheinen mit dem Beginn der Pubertät und während der ganzen Lebenszeit, in welcher ein Individuum Spermien produziert — nennen wir diese Zeit kurz die „aktive Geschlechtsperiode" — dicht an der Wand der Samenkanälchen gelegen. Es sind dies diejenigen Elemente, welche Benda mit dem von Biondi (M. 2544, M. 2545 u. No. 44) eingeführten Namen „Stammzellen" (nicht „Stammmutterzellen", wie Schönfeld sagt) belegt und die Brown (62a) als „spore cells", Regaud (206—209) als „spermatogonies à noyaux poussiéreux", Schönfeld (231) als „cellules indifférentes" bezeichnet. Sie sind von v. la Valette St. George [1]) und den meisten übrigen Autoren, welche den von ersterem (250, Bd. 15) für die Ausgangsform der innerhalb der Hodenkanälchen vorfindlichen samenbildenden Zellen eingeführten Namen „Spermatogonien" annahmen, zu diesen gezählt worden, und zwar als die erste, älteste Generation derselben. Allein schon Brown (62a) und Benda (29) unterscheiden bei den Ausgangsformen der samenbildenden Zellen, den Spermatogonien, die „spore-cells", Brown, oder „Stammzellen", Benda, als besondere Arten. Letzterer sagt von Biondi's und seinen Stammzellen, die er als „Zellen mit kleinen, chromatinreichen, ruhenden Kernen" schildert, daß sie die Stammzellen aller der germinativen Hodenzellen seien. Am genauesten hat sie jüngst Schönfeld (231) beschrieben, den ich im Nachstehenden folge: Es sind die in Rede stehenden Zellen, welche ich, wie bemerkt, als direkte Abkömmlinge der im Keimepithel vorfindlichen Ursamenzellen, „Archispermiocyten", betrachte und auch als solche noch bezeichnen möchte, ziemlich große Elemente (15—23 μ lang, 9—10 μ breit und 10—11 μ hoch), mit einer feinen Membran (nach Schönfeld) versehen und mehr oder weniger gegen die Membrana propria der Samenkanälchen abgeplattet. Ihr rundlicher oder ellipsoidischer Kern mißt 10 : 7 μ und führt ein deutliches Kernkörperchen; er zeigt eine wohl ausgeprägte Chromatinhülle und eine sehr feine, staubförmige Verteilung von Chromatinmolekeln, untermischt mit gröberen Brocken im Inneren, welche Eigentümlichkeit diesen Zellen den vorhin erwähnten Regaudschen Namen „spermatogonies à noyaux poussiéreux" eingetragen hat. Das Protoplasma zeigt eine deutliche Fadenstruktur; neben dem Kerne liegt das Idiozom (s. w. u.) mit 2 Centrosomen.

Ich stimme dieser Beschreibung zu mit Ausnahme der Angabe über das Vorhandensein einer Zellmembran, von der ich mich nicht überzeugen konnte; jedoch bemerke ich, daß auch Benda (31, p. 72) die scharfe Begrenzung dieser Zellen hervorhebt und bereits von der feinen Verteilung des Chromatins im Kerne dieser Zellen spricht.

---

1) So sagt z. B. v. la Valette St. George an verschiedenen Orten seiner Abhandlungen bald „Ursamenzellen", bald „Spermatogonien" für dieselben Gebilde; im Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, S. 5 gebraucht er den Ausdruck „Urkeimzellen" als gleichwertig mit „Spermatogonien".

Durch mitotische Teilungen geht — das kann mit Bestimmtheit und in Uebereinstimmung mit allen Autoren gesagt werden — eine weitere Generation von Zellen aus den Archispermiocyten hervor, die zum Teil noch an der Wand der Samenkanälchen liegen bleibt, zum Teil aber auch weiter zum Lumen derselben vorgeschoben wird. Ein Teil dieser neugebildeten Zellen behält die Form der Ursamenzellen bei, es sind die ständigen Reservezellen für weitere Schübe von Spermienbildung, so daß also die Ursamenzellen gleichsam einen eisernen Bestand des Inhaltes der Samenkanälchen bilden. Ein zweiter Teil der neugebildeten Zellen ändert aber seine Beschaffenheit; dies werden die Samenzellen 1. Generation, für die wir mit SCHÖNFELD die Bezeichnung V. LA VALETTE ST. GEORGE's „Spermatogonien" festhalten.

Die Spermatogonien charakterisieren sich gegenüber den Ursamenzellen durch folgende Merkmale: Sie sind etwas kleiner als die Archispermiocyten, ihr Protoplasma ist heller; ihre Kernkörperchen erweisen sich als echte Chromoblasten, indem sie Chromatin erzeugen und in mehrere Chromatinbröckel zerfallen, welche sich zur Oberfläche des Kernes begeben; zwischen diesen gröberen Bröckeln bleiben aber noch die feineren Stäubchen, die um jedes Bröckelchen besonders orientiert sind, erhalten. Indem die Chromatinbröckel sich an der Kernoberfläche ansammeln und abplatten, erscheint letztere krustenförmig; dies hat zu den Beschreibungen der „Spermatogonien mit Krustenkernen" [F. HERMANN (M. 2564), V. LENHOSSÉK (142), REGAUD (ll. cc.)] — „spermatogonies à noyaux croûtelleux" — Veranlassung gegeben.

Die Spermatogonien ihrerseits vermehren sich in rascher Folge durch mitotische Teilungen, deren Zahl schwankend erscheint, jedenfalls noch nicht genau bestimmt ist. Dabei wird der Krustencharakter der Kerne immer deutlicher. Endlich kommt eine letzte Generation von Tochterzellen, die sich nicht mehr teilen, um eine weitere Generation gleichbeschaffener Zellen, also neuer Spermatogonien, hervorzubringen, sondern sich zunächst vergrößern und dabei eine Reihe höchst bemerkenswerter und wichtiger Veränderungen eingehen. Diese 2. Generation der Samenzellen sind V. LA VALETTE ST. GEORGE's „Spermatocyten". Man unterscheidet Spermatocyten 1. und 2. Ordnung.

Wegen der fortdauernden Aenderung der Gestalt und Struktur ist es nicht möglich, eine allgemeingiltige Beschreibung der Spermatocyten zu geben. SCHÖNFELD nimmt für Bos taurus nicht weniger als neun verschiedene Formen an, welche ein Spermatocyt zu durchlaufen hat, bevor er sich zur weiteren Teilung, der vorletzten in der ganzen Reihe, anschickt. Zunächst bewahren die Spermatocyten noch das krustige Aussehen ihrer Kerne und haben 13—14 μ Durchmesser bei 7,5—8 μ Kerngröße. Bald zieht sich der größte Teil des Chromatins gegen denjenigen Kernpol zusammen, an welchem das Idiozom gelegen ist; MOORE (176—178) hat diese charakteristische Erscheinung mit dem Namen „Synapsis" belegt; sie bildet sich mehr und mehr aus[1]). Weiterhin tritt eine neue Umformung des Chromatins ein, indem dasselbe in kleine Körner aufgeht, welche nach und nach heranwachsen und, jedes für sich, in charakteristische Vierergruppen zerfallen; diese sind anfangs noch mit dem größeren synaptischen

1) Von συνάπτειν, sich anschließen, berühren.

Centrum durch Fäden (Lininfäden) vereinigt, welche jedoch allmählich schwinden. Nun enthalten die Spermatocytenkerne nur jene Vierergruppen, die sämtlich an der Kernperipherie lagern.

In einem folgenden Stadium treten neue Fäden auf, welche (nach SCHÖNFELD) nicht auf die früheren Lininfäden zurückzuführen sind. An ihnen reihen sich die Vierergruppen auf und es entsteht unter Verschmelzung der je 4 Granula, aus denen jene Gruppen bestehen, ein neuer Chromatinfadenknäuel, der an der Kernoberfläche gelegen ist; die Fäden desselben haben ein rosenkranzförmiges Aussehen.

Es folgen im unmittelbaren Anschlusse hieran Veränderungen, welche zweifellos als mitotische aufzufassen sind: eine Längsteilung der Knäuelfäden und (bei Bos taurus, dem von SCHÖNFELD untersuchten Objekte) ein Zerfall derselben in 12 Chromosomen, welche ellipsenähnliche Ringe bilden. Man darf annehmen, daß diese Ringe durch nachträgliche Verschmelzung der Enden je zweier Schwesterfäden entstehen. Darauf folgen Bildung einer Spindel mit je einem Centrosom an den beiden Polen, Zusammenziehung der Ringe auf kurze, dickere Chromosomen, Anhäufung derselben zu einer Aequatorialplatte. abermalige Teilung derselben und Metakinesis unter Bildung einer Tonnenfigur (nach den Abbildungen SCHÖNFELD's zu schließen), Doppelstern und Teilung der Zelle. Die beiden Tochterzellen stellen nun die Spermatocyten zweiter Ordnung oder EBNER'schen Zellen, nach v. LENHOSSÉK's (142) Bezeichnung, dar.

v. EBNER führte den Nachweis, daß bei Säugetieren diese Spermatocyten 2. Ordnung, bevor sie sich weiter teilen, erst zu einem ausgesprochenen Ruhestadium ihrer Kerne gelangen, während man das von den Spermatocyten 1. Ordnung nicht sagen kann, falls sich nicht herausstellen sollte, daß sie längere Zeit in dem Stadium der Krustenkerne verharren. Abgesehen nämlich von dem Wachstum dieser letzteren Zellen, welches für sie — s. w. u. Vergleichung mit der Oogenese — charakteristisch ist, tragen die beschriebenen Veränderungen derselben alle den Charakter von Vorbereitungen zu der eben geschilderten Teilung an sich. Man bezeichnet diese Teilung der Spermatocyten 1. Ordnung in die der 2ten als die 1. Reifeteilung. Mit dieser beginnt ein neues Stadium der Spermiogenese, das der Reifeteilungen der Spermatocyten. Jeder Spermatocyt 2. Ordnung teilt sich alsbald zum 2. Male, und die Produkte dieser, der letzten Teilung in der ganzen Reihe, sind die Spermatiden v. LA VALETTE ST. GEORGE's. Diese wandeln sich durch einen histogenetischen Vorgang in die Spermien um. In der Reihe der Generationen von der Ursamenzelle bis zur Spermatide einschließlich stellen die Spermatocyten 2. Ordnung die 3. und die Spermatiden die 4. Generation dar.

Die 1. Reifeteilung geschieht unter dem Bilde der von W. FLEMMING (M. 2556) nachgewiesenen heterotypischen Mitose, die 2. nach der homöotypischen Form desselben Autors. Ueberhaupt scheinen, wie FLEMMING vermutet, sämtliche der genannten Generationsmitosen, auch die der Ursamenzellen und Spermatogonien, einer dieser beiden Teilungsformen anzugehören [1]).

---

1) Ich erinnere daran, daß bei diesen beiden von der „typischen" Mitose abweichenden Teilungsarten schon die ruhenden Kerne eine massige, chromatinreiche Beschaffenheit haben mit strangförmiger Anordnung des Chromatins, so daß eine

Bei Salamandra ist festgestellt, daß die Zahl der Chromosomen sowohl bei der heterotypischen (ersten) als auch bei der homöotypischen (zweiten) Reifungsteilung nur 12 beträgt, anstatt der 24, welche wir bei den übrigen Mitosen (der Körperzellen) zählen (Flemming, l. c.).

Schönfeld ermittelte beim Stier zu Beginn der heterotypischen Teilung gleichfalls 12 ringförmige Chromosomen, so daß auch hier eine Verminderung der Chromosomenzahl besteht, was nach v. Ebner (76) auch bei der Ratte der Fall ist, obwohl er nicht durchweg genaue Zählungen anstellen konnte,

Bei der zweiten homöotypisch verlaufenden Reifeteilung fand v. Ebner bei der Ratte auch Ringchromosomen, während Schönfeld für den Stier solche in Abrede stellt; auch bei Salamandra fehlen nach Meves (166) hier die Ringe. Die aus dieser Teilung hervorgehenden Spermatiden bleiben kleiner als ihre Mutterzellen, die Spermatocyten 2. Ordnung. Fernere Unterschiede der 2. Reifeteilung gegen die 1. beim Stier sind (nach Schönfeld) die kurze Stäbchenform der 12 Chromosomen der Aequatorialplatte, welche nur etwa $^2/_3$ der Breite der 1. Reifeteilungsplatte hat, und die Länge der Spindel, so daß die Centrosomen dicht an der Zelloberfläche liegen. Bei der Metakinese sollen hier die Stäbchen sich quer teilen.

Der Kern der jungen Spermatiden ist anfangs kleiner als der der Spermatocyten 2. Ordnung und zeigt sich in gewöhnlicher Weise netzförmig strukturiert. Der chromatoide Nebenkörper (Benda) — s. w. u. — fehlt; dagegen tritt alsbald ein deutliches Kernkörperchen auf, welches den Spermatocyten 2. Ordnung abgeht; der Kern vergrößert sich durch Vermehrung des Kernsaftes.

Im Zellprotoplasma der Spermatogonien wie der Spermatocyten tritt die Fadenstruktur etwas zurück, indem helle Stellen sich zeigen, so daß dasselbe fast wie vakuolisiert erscheint. Sehr deutlich nimmt man in allen Zellen bei der Spermiogenese — auch in den später zu besprechenden Fußzellen Benda's — kleine Granula wahr, deren eigenartige Natur Benda durch eine besondere Färbemethode,

---

gewisse Aehnlichkeit mit dem Anfang des Knäuelstadiums einer typischen Mitose besteht, und daß die Knäuel dann sehr locker erscheinen.

Bei der heterotypischen Mitose findet nun eine doppelte Teilung der Chromosomen statt, einmal als entschiedene Längsteilung während des Knäuelstadiums und dann — nach Flemming ebenfalls als Längsteilung — eine Teilung der getrennten Fäden im Dyasterstadium. Ferner ist bei der heterotypischen Mitose bemerkenswert, daß nach der 1. Teilung die Schwesterfäden nicht alsbald sich vollkommen trennen, sondern nur, Ringe oder Ellipsen bildend, auseinanderweichen, wie dies E. van Beneden bei Ascaris zuerst feststellte; auch die 2. Teilung fand dieser Forscher und vermutete bereits, daß sie normal sei, was dann von Flemming sicher erwiesen wurde. Die Ringe oder langgezogenen Ellipsen bilden eine charakteristische Tonnenfigur, worauf im Aequator die Durchtrennung der Ellipsen als Beginn der Metakinese, dann das Wandern der Hälften zu den beiden Spindelpolen und hierbei, wie gesagt, eine abermalige Teilung der Chromosomen erfolgt. Die 1. Teilung im Spiremstadium wird als die wesentliche Chromatinhalbierung zur Bildung gleichwertiger Tochterkerne angesehen; was die zweite bedeutet, ist noch unsicher.

Bei der homöotypischen Form findet nur eine einmalige (Längs-)Teilung der Chromosomen statt, und es bilden sich keine Ringe. Von der typischen Teilung unterscheidet sie sich, wie bemerkt, durch die Beschaffenheit der ruhenden Kerne und die sehr lockeren Knäuel, sowie durch eine ungewöhnlich lange Dauer der Metakinese, indem die Schwesterchromosomen lange in der Nähe des Aequators verweilen, ehe sie zu den Polen abrücken.

die sie schön blau erscheinen läßt, nachgewiesen hat. Da die Granula meist fadenförmig aneinander gereiht erscheinen, indem sie innerhalb der Cytoplasmafäden gelegen sind, hat sie BENDA als Mitochondria (μίτος Faden, χονδρίον Körnchen) bezeichnet. Wenn sie in den Fäden so dicht verschmolzen sind, daß man die einzelnen Körnchen nicht mehr unterscheiden kann, so nennt BENDA solche Fäden Chondriomiten. Die Mitochondria spielen, wie wir im nächsten Kapitel sehen werden, bei der Spermiogenese eine wichtige Rolle[1]).

Das Idiozom wird während der Periode der ausgesprochenen Synapsis weniger deutlich gesehen; sobald letztere Erscheinung, wie es unmittelbar vor der 1. Teilung der Spermatocyten der Fall ist, zurückgeht, wird es nebst seinen beiden Centrosomen wieder sehr deutlich in kugliger Form, während es vorher halbmondförmig abgeplattet dem Kern angeschmiegt lag. Gleichzeitig tritt dann wieder die fibrilläre Struktur des Protoplasmas voll in die Erscheinung.

Ueberblicken wir die Gesamtheit des Ablaufes der Spermiocytogenese, der namentlich bei den Nematoden — vergl. die Arbeiten E. VAN BENEDEN's (M. 2542), O. HERTWIG's (M. 1252), BRAUER's (57 a) u. a. — sich weit übersichtlicher darstellt, so können wir mit O. HERTWIG drei Stadien oder Perioden unterscheiden: 1) das Vermehrungsstadium oder das Stadium der Spermatogonien; 2) das Wachstumsstadium oder das Stadium der Spermatocyten erster Ordnung und 3) das Reifestadium oder das Stadium der Spermatocyten 2. Ordnung und Spermatiden, in welchem 2 charakteristische Teilungen, die „Reifungsteilungen", rasch aufeinander folgen, die die Spermatocyten 1. Ordnung, unter Verminderung der Chromosomenzahl auf die Hälfte, in die reifen, befruchtungsfähigen Samenzellen, die Spermatiden, überführen. Denn das, was nun weiter folgt, die Spermiohistogenese, ändert an dem Bestande der Spermatide nichts mehr, wie wir sehen werden, sondern formt sie nur in der Weise um, daß sie befähigt wird, in die Eizelle einzudringen.

Die Namengebung würde vereinfacht werden und damit die Uebersichtlichkeit der Einteilung gewinnen, wenn man statt der Bezeichnung „Spermatocyten 2. Ordnung" eine andere einführte. Daß ein Bedürfnis dafür vorliegt, kann aus dem schon mehrfach angenommenen Vorschlage v. LENHOSSÉK's (142) entnommen werden, diese Spermatocyten „v. EBNERsche Zellen" zu nennen. Wenn wir dem Grundsatze der Nomenklatur, wie er bei der Baseler Anatomenversammlung 1895 angenommen wurde, folgen wollen, Personennamen thunlichst zu vermeiden, so dürfte vielleicht die Benennung „Präspermatiden", statt „Spermatocyten 2. Ordnung", sich empfehlen; er hat zugleich den Vorzug der Kürze. Wir hätten dann: Vermehrungsstadium = Stadium der Spermatogonien, Wachstumsstadium = Stadium der Spermatocyten, und Reifungsstadium = Stadium der Präspermatiden und Spermatiden.

---

1) Offenbar gehören, wie das auch BENDA (37, 38) selbst anerkennt, die Mitochondria zu den als „Cytomikrosomen" schon lange bekannten Gebilden und mögen zum Teil mit unter den ALTMANN'schen Granula einbegriffen sein (?). Das Verdienst BENDA's ist es, durch seine ausgezeichnete Färbemethode diese Mitochondria als eine besondere Art der Cytomikrosomen festgestellt zu haben. Man hat diese Körnchen bei der Spermiogenese schon früher erwähnt, insbesondere haben dies V. LA VALETTE ST. GEORGE und V. BRUNN gethan. Vergl. hierzu MEVES (172).

Das zweite Element, welches bei der Spermiogenese eine Rolle spielt, sind die Fußzellen oder vegetativen Hodenzellen Benda's. Dieselben sitzen, wie die Ursamenzellen, der Wand der Hodenkanälchen mit breiter Basis, die den Kern enthält, unmittelbar auf, ragen mit einem langen Protoplasmaleibe radiär bis zur Lichtung vor, zeigen aber im übrigen, je nach der Funktionsphase der betreffenden Hodenkanälchen, sehr verschiedene Gestaltungen. Ihr Protoplasmaleib ist membranlos, sehr weich und plastisch, so daß er von den allseitig sich anlegenden germinativen Hodenzellen Eindrücke empfängt, die ihn, namentlich gegen die Lichtung der Samenkanälchen hin, verzweigt und lappig erscheinen lassen („cellule ramificate" Sertoli).

Wichtig ist die von v. Ebner (75) aufgedeckte und von Benda (37) bestätigte Fettablagerung und Fettwanderung im Protoplasma dieser Zellen. Das Fett liegt in länglichen Reihen, entsprechend der deutlichen Fadenstruktur des Protoplasmas; es wandert während der Umwandlung der Spermien zu Spermatiden in den Fuß der Zelle zurück. Das meiste Fett der Samenkanälchen liegt, wie Benda (l. c.), Lubarsch und Hansemann (107) gegen Plato (197) angeben, und zwar mit Recht, wie ich glaube sagen zu dürfen, intracellulär im Protoplasma der Fußzellen. Uebrigens bestehen große Verschiedenheiten in der Menge dieses Fettes bei den einzelnen Tieren; der Mensch hat einen reichlichen Fettgehalt.

Weiterhin enthalten diese Zellen ebenso wie die germinativen Hodenzellen sehr deutliche Mitochondria in Längszügen angeordnet (s. Fig. 45 A und B und Fig. 47), ferner die von Lubarsch (154) entdeckten Hodenkanälchenkrystalle, beim Menschen nach Benda (37) ausschließlich hier gelegen.

Sehr deutlich, namentlich in der Fußplatte, zeigen sich Fäden im Protoplasma; während des Kopulationsstadiums (Symphorese m. — s. w. u.) werden dieselben auch im Zellkörper und dessen Ausläufern gut sichtbar. Benda konnte mit seiner Mitochondrienfärbung Fäden bis in die unmittelbare Nähe der kopulierten Spermatiden und jungen Spermien verfolgen. Daß eine wirkliche Verbindung der Fäden (Kopulationsfäden) mit den Spermatiden existiere, wird von anderer Seite (v. Lenhossék, 142, und Tellyesnitzki, 244—247) bestritten. Benda möchte eine solche erschließen aus dem „richtenden" Einflusse, den die Fußzellen offenbar auf die polare Anordnung der Spermien zu den Fußzellen haben, wenigstens bei Säugetieren.

Sehr sonderbare Formen zeigen die Kerne: sie erscheinen sackartig, wie schlaff, und mit tiefen Einbuchtungen versehen, was auch Schönfeld (l. c.) hervorhebt. Sie haben ein Liningerüst mit reichlich an ihm aufgereihten Chromatinkörnchen; manche zeigen das Chromatin aber auch größtenteils im Nucleolus konzentriert. Diese Verhältnisse als Zeichen beginnender Degeneration anzusehen, wie es unter anderen v. la Valette St. George will, wird von Benda (37) zurückgewiesen. Ich muß ebenfalls die Fußzellen, wenn sie einmal gebildet sind, als sehr dauerhafte Gebilde bezeichnen. Dafür sprechen auch ihre entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse.

Die Herkunft der Fußzellen (vegetativen Hodenzellen) ist ebensowenig wie ihre Bedeutung festgestellt. Ich neige mich mit Benda (l. c.), der diese Frage sehr eingehend behandelt, auf die Seite derer, welche sie von den fötalen cylindrischen Zellen des Keimepithels, bezw. später der Hodenkanälchen, den Follikelzellen v. la Valette St.

George's ableiten. Haben sie durch allmähliches Heranwachsen einmal ihre volle Ausbildung erlangt, so scheinen sie (Benda) dauernd erhalten zu bleiben; höchstens, daß sie sich, nachdem sie einen Schub kopulierender Spermien abgestoßen haben, in ihrem verzweigten Protoplasmaleibe zurückbilden bis auf den kernhaltigen Fuß, von dem aus sie dann zur Aufnahme einer weiteren Generation von Spermatiden wieder heranwachsen. Mitosen wurden bis jetzt bei ihnen nicht beobachtet. Sonach findet schon eine frühzeitige Scheidung der germinativen und vegetativen Zellen — im Stadium des Keimepithels — statt.

Benda (37) schildert die Mutterzellen der Fußzellen, d. h. die fötalen Cylinderzellen, als membranlos mit dichtem Protoplasma, spärlichen Mitochondria und ellipsoidischen chromatinreichen Kernen; in den unreifen Hodenkanälchen überwiegen sie bei weitem an Zahl. Ihre mitotischen, im Salamanderhoden von Drüner, (Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 29, 1894) zuerst studierten Teilungen zeigen allerlei Besonderes: gedrungene Mitosenfigur, Mangel eines „Teilungsraumes", häufig asymmetrische Stellung der Spindel. Die Teilungen findet man bei Anamniern nur in denjenigen Abschnitten des Hodens, wo die jüngsten Stufen der germinativen Zellen (Ursamenzellen und Spermatogonien) lagern, bei Amnioten in allen Kanälchen, jedoch nur bis zum Beginne der Pubertät, wo sie von der epithelialen Grundform zur Fußzellenform auswachsen. Benda bezeichnet diese Metamorphose der vegetativen Cylinderzellen zu den Fußzellen als eines der sichersten Zeichen der beginnenden Geschlechtsreife.

Die Frage, ob in der That eine Fußzelle der Regel nach so lange bestehen bleibe, als der betreffende Hoden funktioniert, kann indessen doch noch nicht sicher beantwortet werden. Den Dualisten, welche wie Benda zweierlei sich schon frühzeitig scheidende Zellen in den Hodenkanälchen annehmen, stehen die Monisten gegenüber (Prenant, Schönfeld, Regaud u. a.). Prenant (202a und M. 2834) führt alle Hodenzellen auf die ursprüngliche cylindrische Epithelzelle zurück. Regaud's Annahme (206—209), daß die Fußzellen auch in ihrer entwickelten Form noch proliferieren und daß von ihnen alle übrigen Hodenzellen abstammen, schließt sich der Prenant'chen insofern an, als auch die Fußzellen ursprünglich aus Cylinderzellen hervorgehen.

Die Sertoli'schen Zellen sollen, so meint Regaud (208), ein Plasmodium ohne bestimmte Zellengrenzen bilden und sich durch amitotische Teilungen lebhaft und andauernd vermehren und auf diesem Wege die vorhin erwähnten „cellules à noyaux poussiéreux" liefern. „La cellule de Sertoli", sagt Regaud, „est donc la cellule génératrice et nourricière des éléments de la lignée séminale."

Schönfeld (l. c.) hat, wie bemerkt, die Meinung aufgestellt, daß die Ursamenzellen, seine „cellules indifférentes", durch mitotische Teilung sowohl die Spermatogonien als auch junge Fußzellen lieferten. Ich habe mich, wie gesagt, bis jetzt nicht davon überzeugen können und muß mich mit Benda den Dualisten anschließen. Bezüglich der Funktion der Fußzellen vgl. weiter unten den Abschnitt: „Physiologische Bemerkungen".

Da nähere Beziehungen zwischen den Fußzellen und den „interstitiellen Hodenzellen", „Zwischenzellen", zu bestehen scheinen, so sollen letztere, so weit es erforderlich ist, an dieser Stelle

besprochen werden. Dieselben sind große, rundlich-eckige, weiche, membranlose Zellen mit einem ansehnlichen Protoplasmaleibe und mittelgroßem runden Kerne. Sie ähneln einigermaßen den Leberzellen, insbesondere auch durch ihren Gehalt an Fettkörnchen und feinen Pigmentgranulis. Auch Krystalloide, ähnlich denen in den Sertoli'schen Hodenzellen, sind in ihnen von Reinke (223) nachgewiesen worden. Sie liegen zwischen den Samenkanälchen im interstitiellen Bindegewebe und schließen sich enge an die Blutgefäße an, weswegen ich sie seiner Zeit zu den von mir in eine besondere Gruppe zusammengelegten „perivaskulären“ Zellen gestellt habe (s. „Die Entwicklung der Carcinome“, Virchow's Arch. f. path. Anat., Bd. 55).

Plato (197) und Friedmann (87), denen ich nach meinen Erfahrungen und in Rücksicht auf den interessanten Befund v. Hansemann's (107), der bei winterschlafenden Murmeltieren die Zwischenzellen völlig vermißte, während sie bei einem kräftigen Frühjahrstiere sehr reichlich entwickelt waren, zustimme, haben gezeigt, daß die interstitiellen Zellen eine durch OsO_4 leicht reduzierbare Substanz — wahrscheinlich Fett — in Menge aufspeichern, von wo es in die Fußzellen der Samenkanälchen gelangt. Die Zellen haben also wichtige Beziehungen als „Nährzellen“ für die Spermiogenese.

Friedmann erwies, daß zwar dasjenige Fett, welches zuerst im Hodengewebe auftritt, stets intratubulär gelegen ist, zu einer Zeit, in welcher interstitielle Zellen kaum entwickelt sind; später aber liefern diese das intratubuläre Fett. — Die Zwischenzellen fehlen von den Urodelen an abwärts bei Vertebraten und Evertebraten; nur bei Paludina fand Auerbach (3b) analoge Zellen. Das Fett liegt indessen bei diesen Tieren (Urodelen, Fischen etc.) vom Beginne der Hodenthätigkeit an reichlich intraampullär bezw. intratubulär. Nach Plato sollen in der Membrana propria der Samenkanälchen besondere Porenkanälchen vorhanden sein, welche das Fett durchlassen. — Beissner (23) stützt wiederum die Ansicht Nussbaum's, der die interstitiellen Zellen von rudimentär gebliebenen Sexualsträngen herleitet. Ich schließe mich bezüglich der geweblichen Zugehörigkeit der Zellen denen an, welche sie, wie Friedmann und Plato, für bindegewebige erklären. — v. Bardeleben (18) geht noch einen Schritt weiter als Plato, indem er die Zwischenzellen in die Hodenkanälchen einwandern und sich dort zu Fußzellen umbilden läßt.

Leydig (Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugetiere, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 2, 1852) war, wie Stieda mit Recht in Erinnerung gebracht hat, der Entdecker der Zwischenzellen des Hodens.

In kurzer Darstellung schildere ich im folgenden noch die Spermiocytogenese bei einem Vertreter des anamnischen Wirbeltierkreises. Salamandra maculosa, der am häufigsten zur Untersuchung gedient hat; ich folge der sehr genauen Beschreibung von Meves (166).

Wir können hier ebenso wie bei den Amnioten die vorhin genannten drei Abschnitte der Spermiocytogenese unterscheiden: 1) das Vermehrungsstadium, 2) das Wachstumsstadium, 3) das Reifungsstadium, Stadium der Reifeteilungen. Hierzu käme wohl ein Vorstadium oder Anfangsstadium. Dies Anfangsstadium bleibt bei Salamandra dauernd, so möchte ich es wenigstens auffassen, erhalten in den beiden Zipfeln des Salamanderhodens, wo sich sehr große, in ihrer Form an Eizellen erinnernde Ursamen-

zellen, untermischt mit kleinen, zum Teil gegen die Ursamenzellen abgeplatteten Cylinderzellen (Randzellen, s. Fig. 2 bei Meves, l. c.), finden. Dies Zellenlager fasse ich als gleichwertig auf mit dem Keimepithel der Amniotenembryonen und dem noch inaktiven Samenkanälcheninhalte vor Eintritt der Geschlechtsreife.

Meves beschreibt bei den Kernen der großen Zellen ein feinkörniges Aussehen, wie bei den vorhin geschilderten Staubkernzellen Regaud's, glaubt indessen dies auf Einwirkung der härtenden Reagentien (Niederschläge im Kernsaft) beziehen zu sollen.

In den an die Hodenzipfel angrenzenden Hodenlappen vermehren sich bei den geschlechtsreifen Tieren die Ursamenzellen durch schnell aufeinander folgende mitotische Teilungen und liefern so die Spermatogonien (zweites oder Vermehrungsstadium). Zunächst entstehen große Spermatogonien, die jede für sich von den Cylinderzellen (Follikelzellen, v. la Valette St. George) umgeben sind. Mehrere große Spermatogonien mit ihren Follikelzellen liegen in einem von Bindegewebe abgekammerten „Neste" zusammen. Aus den großen Spermatogonien gehen durch fortgesetzte Teilungen kleinere hervor; die Abkömmlinge jeder großen Gonie bleiben in einem Haufen (Nest) zusammenliegen und sind im ganzen — nicht mehr die einzelnen kleinen Gonien — von Follikelzellen umgeben; so entstehen die zellenhaltigen Cysten, Spermatocysten, Samencysten v. la Valette St. George's. Alle Spermatogonien haben vor der Längsteilung der Chromatinfäden 24 Chromosomen.

Es folgt nun eine Ruhepause, in welcher die zuletzt gebildete Generation der kleinen Spermatogonien längere Zeit verharrt, indem die einzelnen Gonien heranwachsen und eine Reihe von Kernveränderungen durchmachen. Wir nennen diese Zellen jetzt Spermatocyten 1. Ordnung und befinden uns im zweiten oder Wachstumsstadium. Das Kernchromatin, welches bislang bei den ruhenden Zellen in dickeren Klumpen, an Lininfäden befestigt, unter der Oberfläche des Kernes angeordnet war, verteilt sich mehr und mehr auf die Lininfäden, und so kommt das Bild eines ruhenden Kerns, der sich dem Knäuelstadium nähert, heraus; die Chromatinfäden sind mit vielen Zacken versehen.

Es folgt dann das dritte, das Reifungsstadium, mit den für Salamandra zuerst von Meves nachgewiesenen beiden charakteristischen Reifeteilungen. Aus der ersten, heterotypischen, Reifeteilung gehen, wie bei den Amnioten, die Spermatocyten 2. Ordnung (Präspermatiden m.) hervor, aus diesen durch homöotypische Mitose die Spermatiden, welche sich in die Spermien direkt unwandeln — s. den folgenden Abschnitt. — Während aller dieser Vorgänge bleiben sämtliche Elemente: Spermatogonien, Spermatocyten, Präspermatiden, Spermatiden, Spermien nebst den Follikelzellen, in den erwähnten Cysten zusammenliegen. Auf welchem Wege die Spermien schließlich in die Ausführungskanäle gelangen, ist noch nicht sicher ausgemacht.

Der Vorgang der ersten Reifeteilung beginnt mit der Bildung eines feinfädigen Knäuels, dem ein grobfädiger, lockerer folgt. Früh kommt es zur ersten Längsteilung; statt der früheren 24 Chromosomen erscheinen nur 12 unter der Bildung von Reifen (Ringen). Abweichend vom Ab-

laufe der Dinge bei Bos taurus und Mus decumanus stellt sich zwischen der ersten und zweiten Reifeteilung kein Ruhestand ein. Bei der zweiten, homöotypischen Mitose erfolgt die Längsteilung der wieder in der Zwölfzahl zur Teilung sich stellenden Chromosomen gleichfalls früh. Meves fand auch Bildungen, die an die vorhin erwähnten und später (bei der Oogenese) noch zu besprechenden „Vierergruppen" erinnern, jedoch nicht regelmäßig. — Bemerkenswert ist das Verhalten des Cytomitoms der Spermatocyten, indem dessen Fäden, wie Rawitz (204) fand, konzentrisch zur Sphäre angeordnet sind.

Es ist offenbar von hohem Interesse, daß die Vorgänge, welche von den Ursamenzellen zur Bildung der Spermatiden führen, wie es scheint, in der gesamten Lebewelt — denn auch bei den Evertebraten und Pflanzen stoßen wir auf die gleichen Erscheinungen — dieselben sind und in den genannten Phasen der Vermehrungs-, Wachstums- und Reifungserscheinungen sich abspielen. Um so höhere Beachtung verdienen diese Prozesse, als sie bei der Heranbildung einer zur Befruchtung reifen Eizelle in gleicher Weise nachweisbar sind. Wir kommen infolgedessen bei der Ovogenese hierauf zurück und werden dort auch ihre Bedeutung besprechen.

Der Ablauf der gesamten Spermiogenese, d. h. der Spermiocytogenese nebst der Spermiohistogenese, vollzieht sich auf einer bestimmten Strecke eines Samenkanälchens. Man kann also von einem wellenförmigen Ablaufe der Spermiogenese in den Samenkanälchen sprechen, indem auf einem Querschnitte eines solchen Kanälchens nur ein Umwandlungsstadium der Samenzellen gefunden wird, während auf Längsansichten sämtliche Stadien nebeneinander zu sehen sind: „Samenbildungswelle", „unda spermiogenetica". — Regaud (217, 218) bezeichnet die Form dieser Welle als eine spiralige.

Benda (28b und 29) hat aus dem Verhalten der Quer- und Längsschnittsbilder zuerst den Schluß auf den wellenförmigen Ablauf der Spermiogenese gezogen; fast gleichzeitig v. Ebner (75) und Fürst (90). v. Ebner wies nach, daß die Länge einer solchen Samenwelle im Rattenhoden 32 mm beträgt.

Von Einzelheiten, welche die Spermiocytogenese betreffen, sind noch folgende anzuführen:

Bedeutung der Synapsis (Moore). Moore (176) meinte, daß es sich im wesentlichen um eine dichte Zusammenlagerung der Chromosomen handle; die meisten Autoren indessen, darunter auch Schönfeld (l. c.), sind der Ansicht, daß eine Anziehung von seiten der beiden Centrosomen dabei im Spiele sei. Er macht darauf aufmerksam, daß die Synapsis dann eintrete, wann die beiden Centrosomen zusammen dicht am Kerne liegen und sich von dem Lininnetze freigemacht haben. Bei Salamandra, wo die Chromosomen immer an einem Lininnetze befestigt bleiben, zeigt sich keine Synapsis. Daraus, daß sie nicht beständig ist, geht übrigens meines Erachtens auch hervor, daß der Erscheinung keine besondere Bedeutung innewohnt.

Zahlenverhältnisse der Chromosomen. Die Untersuchungen von Flemming (81b), Boveri (622b, Heft 3, 1890) und Haecker (653) haben ergeben, daß bei den Körperzellen (Gewebszellen) jedes Tieres eine bestimmte Zahl, Normalzahl, von Chromosomen besteht, z. B.

für die Epithel- und Bindegewebszellen von Salamandra 24 Mutterchromosomen. Bei den Geschlechtszellen ist das anders, indem eine oder mehrere normal sonst vorkommende Chromosomenteilungen ausbleiben können; die ungeteilten Chromosomen haben also dann den Wert von mehreren: bivalente oder plurivalente Chromosomen, wie sie HAECKER (653) bezeichnet. Diese Vorgänge können eine Reduktion der Chromosomenzahl vortäuschen und werden von RÜCKERT (MERKEL und BONNET, Ergebnisse, Bd. 3) und HAECKER (Ueber generative und embryonale Mitosen, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894) als „Pseudoreduktion“ oder „Scheinreduktion“ bezeichnet. — Häufig sind bei den Geschlechtszellen die Zahlen der Potenzen von 2, also 4, 8, 12 und 32 (BOVERI'sche Reihe); auch Multiplikationen von 2, 4, 8 mit 3, also 12 und 24 z. B. kommen häufiger vor. Potenzen von 3 sind selten; beim Echinus- (BOVERI) und Thysanozoon-Ei (VAN DER STRICHT) werden 9 Chromosomen gezählt. Ich verweise für weitere Angaben auf HAECKER's Werk (653).

Nebenkörper. Mit dem Ausdrucke Nebenkörper, den v. LA VALETTE ST. GEORGE zuerst für den alsdann zu schildernden „Nebenkern“ gebraucht, will ich eine Anzahl Gebilde zusammenfassen, welche zum Teil bei Mitosen überhaupt auftreten, zum Teil bis jetzt nur bei der Mitose der Geschlechtszellen, insbesondere bei den Spermatomitosen, beobachtet wurden. Dahin gehören: 1) die Idiozome, MEVES, 2) die Nebenkerne (Mitochondrienkörper, MEVES), 3) die Spindelrestkörper, MEVES, 4) die chromatoiden Nebenkörper, BENDA, 5) die Intranuklearkörper, v. LENHOSSÉK, 6) die tingierbaren Körner, v. EBNER.

Idiozom[1]), MEVES (166a). MEVES hat den allgemein angenommenen Vorschlag gemacht, die kompakten Hüllen, welche bei den Geschlechtszellen und ihren Teilprodukten bei vielen Tierarten die Centrosomen umschließen und gegenüber den Sphären der übrigen Zellen einige bemerkenswerte Besonderheiten aufweisen, mit einem besonderen Namen, „Idiozoma“, zu belegen. Vor allem sind diese Hüllen sehr deutlich und dick und zerfallen bei den Teilungen der Spermiocytogenese in einzelne Brocken [RAWITZ (204 u. 205 I), MEVES (166), v. ERLANGER (79a)]. MEVES hebt ausdrücklich hervor, daß die Centrosomen nicht an dem Zerfalle teilnehmen, sondern zwischen den Idiozombröckeln deutlich erkennbar bleiben. Zu beachten ist ferner, daß die Idiozome sich wiederherstellen, wenn in den Mitosenfolgen ein Ruhezustand eintritt, daß sie aber desaggregiert bleiben, wenn, wie z. B. bei Salamandra, zwischen der 1. und 2. Reifeteilung kein Ruhezustand vorkommt. Scharf läßt sich das Idiozom durch seine Verwendung bei der Spermiohistogenese definieren, und hierdurch schützt man sich auch am besten vor Verwechslungen mit einem der anderen Nebenkörper, Verwechslungen, welche sich nicht selten in der Litteratur finden, so mit dem Mitochondrienkörper (Nebenkern) und mit dem Spindelrestkörper. Aus dem Idiozom geht hervor das Perforatorium, insbesondere, wenn dasselbe unter der Form eines Spitzenkörpers, Akrosoma (v. LENHOSSÉK), vorkommt. — RENSON (M. 2579) war wohl der erste, der das Idiozom gut unterschied und gut beschrieb (als „corpuscule accessoire“); NIESSING (184) giebt eine genaue Besprechung desselben.

1) Von ἴδιος (eigenartig) und ζῶμα (Gürtel, Hülle).

Nebenkern, Mitochondrienkörper. Unter der von Bütschli gegebenen Bezeichnung „Nebenkern“ sind vielfach sehr verschiedene Dinge bezeichnet worden. v. la Valette St. George entdeckte ihn 1867 bei den Insekten (250, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3) und nennt ihn (250, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 10, p. 502) ganz beiläufig „Nebenkörper“. Später (249, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27) nahm er dafür die 1871 (Zeitschr. f. wiss. Zool.) von Bütschli verwendete Benennung „Nebenkern“ an. Der Mitochondrienkörper erscheint ungefähr von der Größe eines Kernkörpers neben dem Kern als vielfach glänzendes und aus kleineren Granulis bestehendes Gebilde. Verwechslungen sind, wie Meves gezeigt hat, vorgekommen mit dem Idiozom und dem Spindelrestkörper. Schon v. la Valette St. George (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27) giebt indessen richtig an, daß er aus Cytomikrosomen bestehe. Durch die Untersuchungen von Benda (35—38) und insbesondere von Meves (172) ist nun mit Bestimmtheit nachgewiesen worden, daß der Nebenkörper oder Nebenkern v. la Valette St. George's im wesentlichen aus der Benda'schen Mitochondria besteht und — s. w. u. — beim Aufbau des Spiralfadens der Spermien in bestimmter Weise seine Verwendung findet und sonach jetzt gleichfalls wohl charakterisiert ist.

Spindelrestkörper. Die Spindelrestkörper gehen aus den Flemming'schen Zwischenkörperchen hervor, welche zu einem soliden homogenen Körper verschmelzen, der bei der Trennung beider Tochterzellen in zwei Körper zerlegt wird, die später schwinden. Von einer besonderen Bedeutung derselben ist nichts bekannt. Platner (M. 2576) scheint der erste gewesen zu sein, der ihn (bei den Spermatocyten von Helix) beschrieb und zwar als „Nebenkern“.

Chromatoider Nebenkörper. Benda (34) bezeichnet mit diesem Namen ein aus zwei Stücken, einem Körnchen und einem Ringe, bestehendes, sich stark färbendes Gebilde, welches von F. Hermann (M. 2564) zuerst beschrieben wurde (bei Salamandra und bei der Maus). F. Hermann ließ ganz richtig aus diesem, seinem „Nebenkörper“ das Mittelstück der Spermien hervorgehen, aber auch (aus dem Ringe) den Flossensaum; außerdem zog er noch einen großen rundlichen blassen Körper hinzu, den er später sich abtrennen und im Protoplasma verschwinden ließ; er nannte alles das zusammen einfach „Nebenkörper“ (117). Benda sah ebenfalls völlig richtig den Geißelfaden von einem Körnchen des von ihm „chromatoider Nebenkörper“ genannten Gebildes ausgehen und, wie das auch Hermann, der sich über den Ursprung der Geißel noch nicht bestimmt äußert, sah, durch den Ring hindurchtreten. Wir wissen jetzt, daß wir hierin Teile des Centrosoms vor uns haben, und so erschiene denn eine besondere Bezeichnung überflüssig, nachdem auch Benda seine Benennung „chromatoider Nebenkörper“ für diese centrosomalen Bildungen aufgegeben hat.

Indessen haben insbesondere Niessing (184), v. Lenhossék (142), Moore (175—177) und Meves (171) ein anderes, bereits in den Spermatocyten vorfindliches Gebilde mit diesem Namen belegt. Es handelt sich um einen oder mehrere (Meerschweinchen), bei Ratte und Maus sehr ansehnliche, lebhaft färbbare Körper, welche sich während der Spermiohistogenese wieder verlieren. In der Biondi'schen Mischung färbt dieser Körper, welcher meist in der Nähe des hinteren Kernpoles zu finden ist, sich lebhaft rot. Seine Substanz stimmt nach Meves weder mit Chromatin, noch mit der Nukleolensubstanz überein. Das Endschicksal dieser Bildung, sowie seine Abkunft sind noch unbekannt.

Tingierbare Körner. Mit diesem Namen bezeichnet v. EBNER (75) größere oder kleinere Granula, welche gegen das Ende der Spermiohistogenese in den meist am Mittelstücke haften bleibenden protoplasmatischen Anhängeu, s. Fig. 36 A *2*, Fig. 38 A, *1*, Fig. 50 *g* und 50 *h* (*Ctpl.*), auftreten. Bei einem Teile derselben handelt es sich wohl um Fettkörnchen; andere Granula werden aber lebhaft durch Kernfärbemittel tingiert. Vgl. hierüber insbesondere BROWN (62a), v. EBNER (75) und MEVES (171).

Intranuklearkörper. Der Intranuklearkörper wurde von v. LENHOSSÉK (142) zuerst genau beschrieben und benannt. Er schildert den später auch von SCHÖNFELD (231) kurz erwähnten Körper bei Mus decumanus als eine 2—2,5 μ große, elliptische, linsenförmige Bildung, die in einer Art Kernvakuole gelegen ist. In FLEMMING's Dreifachgemisch färbt er sich schwach rosa, während die Nukleolen stark rotviolett erscheinen. In Eisenhämatoxylin-Präparaten werden an ihm eine Anzahl schwarzer Oberflächen-Mikrosomen sichtbar. Wahrscheinlich besteht er aus viel Linin und wenig Chromatinmikrosomen. Er findet sich nach v. LENHOSSÉK bei der Ratte nur in den mittelgroßen Spermatocyten; seine Bedeutung ist unbekannt. — v. EBNER ist wohl der Erste, der diese Bildung gesehen, derzeit sie aber als Kernkörperchen angesprochen hat; MOORE (177) wurde darauf aufmerksam, daß es sich um etwas Besonderes handle; er nennt sie jedoch auch „a curious secondary nucleolus".

Zur Veranschaulichung des S. 167—178 zur Spermiocytogenese Gesagten diene das Schema Fig. 44, welches einer von BENDA (29b u. 34) gegebenen, gleichfalls schematischen Zeichnung, nach Art der zuerst von BIONDI entworfenen (M. 2544), nachgebildet ist.

Die Figur stellt den Querschnitt eines Hodenkanälchens dar, wobei angenommen ist, daß in verschiedenen aufeinander folgenden Segmenten dieses Querschnittes, *I*—*VI*, der ganze Turnus einer Spermiogenese seinen Ablauf nehme, was freilich, wie bemerkt, den Thatsachen nicht entspricht: In Segment *I* liegen an der Wand Zellen von der Art der Zellen *Spg.II* in Segment *VI* und die Zellen *F.Z.*, Spermatogonien und Fußzellen (BENDA); letztere sind nicht voll entwickelt und haben ein streifiges Protoplasma. In einer 2. Reihe, näher zur Lichtung des Kanälchens hin, liegen 5 Spermatocyten 1. Ordnung *Spc*; sie sind größer als ihre Vorgänger. Der Rest des Segments ist mit Spermatiden, *Spt.*, ausgefüllt, welche bereits durch Anlage der Spermienschwänze ihre beginnende Umbildung zu Spermien erkennen lassen.

In Segment *II* sind die Fußzellen (*F.Z.*) zu voller Entwickelung gelangt und sind in die Kopulation mit den Spermatiden, *Spt.*, eingetreten. Die letzteren zeigen alle am distalen, zum Lumen gewendeten Pole die Geißelanlage, welche von einem kleinen dunklen Körperchen, neben dem ein größeres dunkles liegt, ausgeht; dies sind die Centrosomen (die Nebenkörper F. HERMANN's — chromatoide Nebenkörper BENDA's nach der früheren Auffassung der beiden Autoren). In der Nähe ist bei manchen Spermatiden ein etwas heller gehaltener rundlicher Körper gezeichnet, der chromatoide Nebenkörper nach jetziger Auffassung. Am proximalen Pole des hellen, großen, zum Teil mit Kernkörperchen gezeichneten Kernes liegt, in derselben Tönung wie der echte chromatoide Nebenkörper gehalten, das Idiozom. Man sieht das Geschilderte zum Teil auch bei den Spermatiden in *I* und bei den Spermatocyten in *I* und *II*.

In Abschnitt *III* erblickt man die unveränderten Fußzellen, *F.Z.*, in fortdauernder Kopulation mit den bereits weiter umgewandelten Spermatiden, bei welchen an der Anheftungsstelle des Schwanzes die sogen. „Schwanzmanschette“ in Gestalt einer hellen Blase (Röhre), durch welche der Schwanzfaden hindurchzieht, erscheint. Die Spermatocyten, *Spc.* in *I* und *II*, sind weiter gegen das Lumen vorgeschoben und vergrößert — Wachstumszone —; an der Kanälchenwand liegen eine Ursamenzelle (*Spg.I*) und zwei Spermatogonien (*Spg.II*). Dasselbe zeigt der

Fig. 44.

Sektor *IV*; nur sind die Spermatocyten, *Spc.*, noch weiter gewachsen. In *V* sind die Spermatocyten, von denen noch einige erhalten blieben (*Spc.*), in Teilung eingetreten; man sieht 4 Mitosen, 3 gleiche (Aequatorialplatte) und eine im Beginne der Tochtersternbildung; unter letzterer, rein schematisch gehalten, 2 Präspermatiden (Spermatocyten 2. Ordnung) im Ruhezustande, an denen noch keine weitere Umbildung zu sehen ist. Die verschiedenen Mitosen sollen die 2 Reifeteilungen anzeigen. Unten an der Kanälchenwand, dicht an der Grenze gegen *VI* liegt eine Ursamenzelle. Die Spermatiden haben ihre Umformung zu Spermien fast vollendet;

doch zeigen sie sämtlich noch den Protoplasmaanhang, welcher sich verlängert **hat**, und die gleichfalls verlängerte Schwanzmanschette. Eine *junge* **Spermie** ist tief in den Stamm einer Fußzelle hinabgerückt, andere Spermien **beginnen** frei zu werden; fast sämtliche sind jedoch noch in der **Kopulation.**

Im Abschnitt *VI* sind die jungen Spermien mit Kopf, Hals und **Mittelstück fertig** ausgebildet und meist frei; nur wenige sieht man noch **mit dem Stamme** der Fußzellen, die in teilweiser Rückbildung begriffen **sind, verbunden.** Nun beginnt aber schon ein neuer Nachschub, indem sich **alle** Spermatocyten 2. Ordnung zu einem neuen Spermatidenlager (*Spt.*), ähnlich **dem in** *I*, umgeteilt haben; in einzelnen Spermatiden fängt bereits

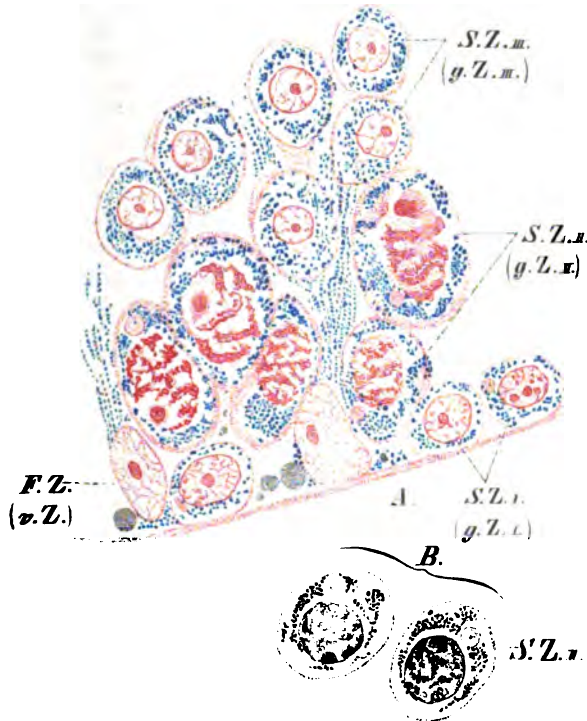


Fig. 45 A. Fig. 45 B.

Fig. 45 A. Stück des Inhaltes eines Samenkanälchens von Mus musculus, **nach** einer Originalzeichnung von BENDA. Vergr. 1400. Näheres im Text. *F.Z.*(*v.Z.*) **Fußzelle** (vegetative Hodenzelle, BENDA). *S.Z.I.* (*g.Z.I.*) Samenzelle 1. Ordnung (germinative Hodenzelle 1. Ordnung, Stammzelle, BENDA, Spermatogonie V. LA VALETTE ST. GEORGE). *S.Z.II.* (*g.Z.II.*) Samenzelle 2. Ordnung (germinative Hodenzelle 2. Ordnung, Samenmutterzelle, BENDA, Spermatocyte V. LA VALETTE ST. GEORGE). *S.Z.III.* (*g.Z.III.*) (Samenzelle, germinative Hodenzelle 3. Ordnung BENDA, Spermatide V. LA VALETTE ST. GEORGE). Die Zeichnung erläutert vor allem das Verhalten der Kerne und der Mitochondria.

Fig. 45 B. *S.Z.II.* zwei Samenzellen 2. Ordnung (Samenmutterzellen, BENDA, Spermatocyten V. LA VALETTE ST. GEORGE), isoliert in genauerer Ausführung. Kern mit Chromatinnetzen und dickeren Chromatinstücken, Idiozom mit kleinem Centrosom, Cytoplasma mit Mitochondria. Mus musculus. Vergr. 1400. Originalzeichnung von BENDA.

die Geißelbildung wieder an. Unter den Spermatiden liegt eine Reihe von Zellen mit Knäuelkernen, die man zum Teil als Spermatogonien, z. T. als Spermatocyten 1. Ordnung zu betrachten hat. Man erblickt ferner 2 Fußzellen mit ihrem basalen Kerne und von einer dritten den Stamm; dazu kommen 3 junge Spermatogonien (*Spg.II*, eine rechts gelegen), eine Ursamenzelle (*Spg.I*) und eine solche in der Mitose begriffen (*Spg.I. Th.*). So beginnt dann die Samenbildungswelle aufs neue.

In den Figuren 45 A und 45 B sind, nach Originalzeichnungen BENDA's, Samenbildungszellen von Mus musculus getreu wiedergegeben. In Fig. 45 A sind die Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden wie es sich wohl empfiehlt, als Samenzellen 1., 2. und 3. Ordnung bezeichnet worden. Die von BENDA gebrauchten Namen: „Stammzellen" für Samenzellen 1. Ordnung, „Samenmutterzellen" für Samenzellen 2. Ordnung sind in der Figurenerklärung beigefügt; die Samenzellen 3. Ordnung werden von BENDA schlechthin als „Samenzellen" bezeichnet. Man bemerkt die großen helleren Kerne der Fußzellen, *F.Z.* (*v.Z.*), mit ihren Kernkörpern. Die (nicht bezeichnete) Spermatogonie links neben der nur teilweise erhaltenen Fußzelle möchte ich als Ursamenzelle ansprechen; die beiden Zellen *S.Z.I.* (*g.Z.1.*) als junge Spermatogonien. Darüber die großen Zellen mit ihren eigenartigen Kernen sind Spermatocyten im Heranwachsen begriffen; dann folgen Spermatiden (s. d. Erklärung der Figur). Besonders schön tritt BENDA's Mitochondria in ihrer reihenweisen Anordnung innerhalb des Fußzellenstammes hervor; die Figur soll hierüber vorzugsweise Aufklärung geben.



Fig. 46.

Fig. 46a—e. Umbildung einer Spermatide a, durch die verschiedenen Entwickelungsstufen b, c, d zum fertigen Spermium e bei Mus musculus, nach einer Originalzeichnung von BENDA. Vergröß. 1400. Entstehung der Spiralhülle (in e) aus der Mitochondria. Näheres im Text.

In Fig. 45 B haben wir 2 junge Spermatocyten mit Kern im Detail, Mitochondria und dem Idiozom, in welchem ein kleines Centrosom sichtbar ist. Die Kerne zeigen noch die Krustenform der Chromatinverteilung.

Das weitere Verhalten der Mitochondriamasse zeigt Fig. 46a—e von Mus musculus; dieselbe wird wesentlich bei der Bildung des Verbindungsstückes verwendet, vor allem zur Spirale. Darauf kommen wir im Abschnitt „Spermiohistogenese“ zurück.

In Fig. 47 A und 47 B kommt gleichfalls die eigenartige Anordnung der Mitochondria bei den Spermatogonien und Spermatocyten von Salamandra maculosa zur Schau. Fig. 47 A, Vermehrungsteilung einer Spermatogonie, läßt die Chromosomen und die Spindelfigur mit den beiden Centrosomen sehr gut erkennen. Die Mitochondria knüpft sich an die Fadenstruktur des Protoplasmas und läßt einen perinuklearen

Fig. 47 A. Mitose einer Spermatogonie von Salamandra maculosa. Originalzeichnung nach BENDA. Mitochondria. Vergr. 1400. Näheres im Text.

Fig. 47 B. Heterotypische Mitose eines Spermatocyten von Salamandra maculosa (1. Reifungsteilung). Originalzeichnung von BENDA. Mitochondria. Vergr. 1400. Näheres im Text..



Fig. 47 B.

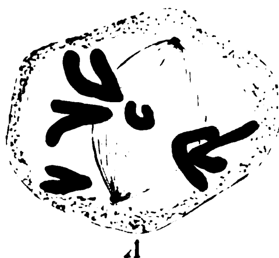


Fig. 47 A.

Raum frei. In Fig. 47 B, der heterotypischen 1. Reifungsteilung entsprechend, rückt die ausgiebig vorhandene Mitochondria dicht an den Kern heran, an welchem nur ein paar Chromosomen sichtbar sind.

3. Spermiohistogenese.

Die Spermiohistogenese begreift die Umwandlung der Spermatiden in die reifen befruchtungsfähigen Spermien. Obwohl, wie wir bei der Formbeschreibung der Spermien gesehen haben, letztere, ihrer verschiedenen Gestalt wegen, auch Verschiedenheiten der Spermiohistogenese aufweisen müssen, so vollzieht sich im großen und ganzen der in Rede stehende Prozeß doch auf dieselbe Weise, und zwar in folgenden Grundzügen: Aus dem Chromatin des Kernes der Spermatide wird der Kopf des Spermium; ein Teil des Idiozoms bildet das Perforatorium; das Centrosom beteiligt sich an der Bildung des Halses, des Verbindungsstückes und des Achsenfadens. Das Cytoplasma liefert hauptsächlich den Achsenfaden, mit seiner Mitochondria die Spiralbildungen und beteiligt sich im übrigen an der Bildung der Hüllen des Schwanzes.

Ich folge im wesentlichen den Darstellungen von BENDA und MEVES, welche Ersterer für verschiedene Tierklassen, insbesondere aber für Mus musculus, Letzterer für Salamandra maculosa, Cavia cobaya und auch für den Menschen gegeben hat.

Ich schildere die Spermiohistogenese, um eine einheitliche Darstellung zu gewinnen, zunächst nach den Angaben von MEVES für

Salamandra maculosa und für Cavia cobaya; darauf seien die zur Zeit bestehenden, zum Teil abweichenden Angaben der anderen Autoren besprochen.

Wie FLEMMING (Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen II. Arch. für mikr. Anat., Bd. 18, 1880) zuerst gezeigt und MEVES (167 und 171) bestätigt hat, wandelt sich bei Salamandra nur das Chromatin des Spermatidenkerns unter Zusammensintern in den Spermienkopf um.

Das Perforatorium mit dem Hamulus wird vom Idiozom gebildet. Dasselbe rückt (Figg. 48 d und 49 h—m_1) allmählich über die Peripherie des proximalen Zellpoles hinaus, verlängert sich, spitzt sich zu und bekommt am äußersten Ende den Widerhaken. Genaueres s. weiter unten bei Cavia cobaya.

Eine Kopfkappe ist bei Salamandra bis jetzt nicht sicher nachgewiesen; bestände eine solche, so würde sie vom Protoplasma der Spermatide abzuleiten sein, wie denn MC GREGOR (157) bei Amphiuma von einem dauernd bleibenden dünnen Cytoplasmabezuge des Kopfes spricht.

Bei der Bildung des Spermium-Halses sind vorzugsweise die Centralkörper beteiligt. Es sind deren zwei vorhanden, welche sich (Fig. 48 a) zu Beginn der Spermiohistogenese, nachdem sie schon früher das Idiozom verlassen haben, an den distalen Zellenpol begeben. Hier wächst der vordere Centralkörper (*c. a.*) bedeutend heran, während der hintere kleiner bleibt, dicht an der Zellperipherie liegt und scheinbar den späteren Achsenfaden aus sich hervorwachsen läßt. Jedenfalls bildet sich nach der in Wort und Bild nicht mißzuverstehenden Darstellung von MEVES der Achsenfaden in Verbindung mit dem hinteren Centralkörper. Wir kommen weiter unten hierauf zurück.

Nun erfolgt (s. Fig. 48 b) eine Art Einstülpung des hinteren Zellpoles durch den hinteren Centralkörper, so daß der Achsenfaden von seiten der Zellsubstanz in eine Röhre eingeschlossen wird. Diese Einstülpung erstreckt sich bis in die Nähe des Kernes, dem sich alsbald der vordere Centralkörper derart anlegt, daß ein sich stark vergrößernder proximaler Abschnitt desselben knopfförmig in die hintere Kernpartie hineinwächst, während der mit dem Knopf verbundene Rest sich sichelförmig dieser Partie anlegt (Fig. 48 d). Gleichzeitig gehen am hinteren Centralkörper sehr wichtige Veränderungen vor. Derselbe gewinnt die Gestalt einer kleinen Kreisscheibe, erscheint also im Profil als ein zur Zelllängsachse quergestellter Strich (Fig. 48 b). Aus der Scheibe wird dann ein Ring, in dessen Mitte das vordere Ende des Achsenfadens steckt. Man kann demnach wohl die Sache so auffassen, als ob sich die mittlere Partie der Kreisscheibe, von der der Achsenfaden distalwärts ausgeht, von den Randteilen loslöse. Dies ist auch die Meinung von MEVES bezüglich der Spermiogenese von Mensch und Säugetier (171, p. 378).

In den Figg. 48 a—d sieht man den Achsenfaden nicht durch den Ring zum vorderen Centrosom hindurchwachsen; dagegen erscheint dies so in den Figg. 49 h—l, während in 49 m_1 der Achsenfaden wieder nur mit dem Teile des hinteren Centrosoms verbunden dargestellt ist, welcher aus der mit dem vorderen Centrosom verschmelzenden Ringhälfte

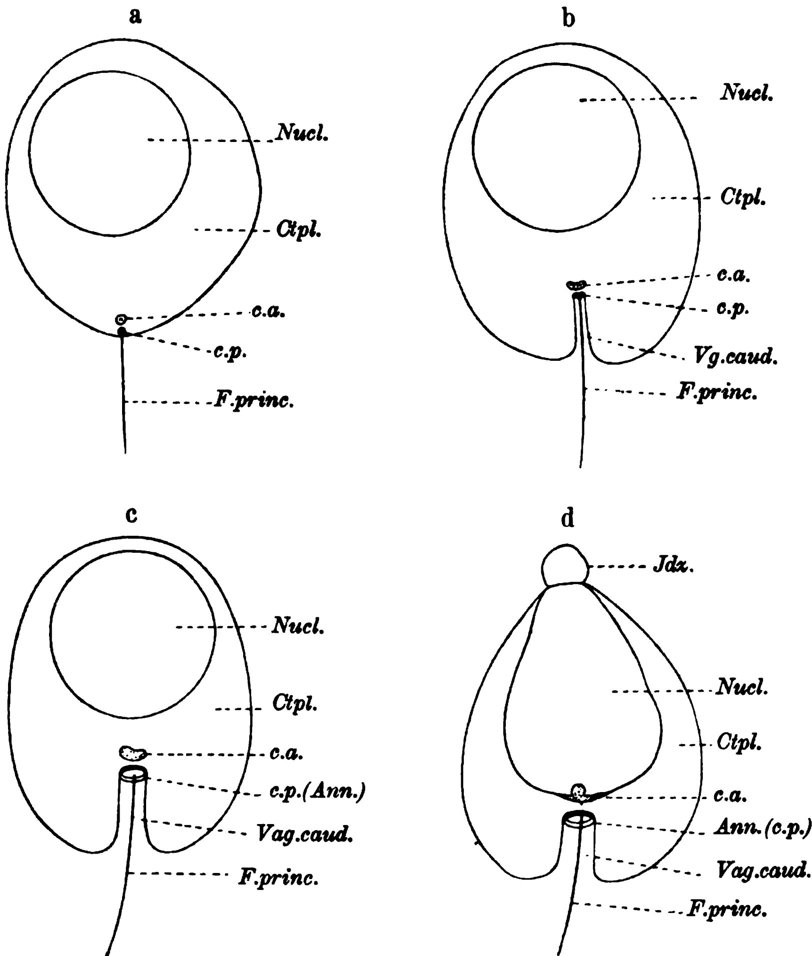


Fig. 48 (a—d).

Fig. 48 a—d. Vier schematische Figuren nach Meves (Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 54, p. 364) zur Erläuterung der Spermiogenese von Salamandra maculosa. *Nucl.* Nucleus (Kern). *Ctpl.* Cytoplasma (Zellleib). *c. a.* Centrosoma anterius (vorderes, proximales Centrosom). *c. p.* Centrosoma posterius (hinteres, distales Centrosom). *F. princ.* Filum principale (Hauptfaden) in allen Figuren. *Vg. caud.* Vagina caudalis Schwanzscheide (Figg. b, c, d). *c. p.* (*Ann.*). Centrosoma posterius (Annulus), Ring des hinteren Centrosoms (Fig. c und d). *Jdz.* Idiozoma (Sphäre), (Fig. d). Näheres im Text.|

hervorgeht. Wir werden alsbald sehen, daß nach der eigenen Darstellung von Meves bei Säugetieren der Achsenfaden selbst niemals das vordere Centrosom erreicht, sondern nur durch die zwischen vorderem und hinterem Centrosom sich entwickelnden Centrosomfäden (s. p. 107). Für Salamandra bestehen etwas abweichende Verhältnisse s. w. u.

Mit Rücksicht auf das Verhalten der Säugetiere, wo das vordere Centrosom das wesentliche Stück des Spermienhalses abgiebt, müssen wir auch bei Salamandra dasselbe, welches hier allerdings zu

Fig. 49 h—m_1.

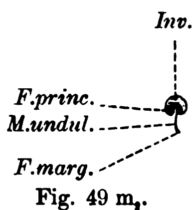


Fig. 49 m_1.

Fig. 49 h, i, k, l, m_1. Fünf schematische Zeichnungen nach MEVES (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54, p. 366) zur Erläuterung der Spermiogenese von Salamandra maculosa. *Pf. (Jdz.).* Perforatorium. Der Zusatz *Jdz* deutet dessen Abstammung vom Idiozoma an. *Nucl. (Cp.).* Nucleus, späterer Kopf, *Cp.*, des Spermium. *Ctpl.* Cytoplasma (Zellleib). *c. a.* Centrosoma anterius (vorderes, proximales Centrosom = Mittelstückanlage der Autoren). *Ann. (c. p.).* Annulus (Centrosoma posterius), Ring. *Vg. caud.* Vagina caudalis (Schwanzscheide). *F. princ.* Filum principale (Hauptfaden) in Fig. 49 h und m_1. *c. p. I.* Centrosoma posterius I, proximales Teilstück des hinteren Centrosoms (Ringes). *c. p. II.* Centrosoma posterius II, distales Teilstück des hinteren Centrosoms (Ringes), in Fig. 49 l. *Ham.* Hamulus, Widerhaken. *M. undul.* Membrana undulatoria (Wellenmembran). *F. marg.* Filum marginale (Randfaden).

Inv. (M. int. + Fil. access.). Involucrum (Hülle), aus der sich die Membrana intermedia *(M. int.)*, sowie das Filum accessorium (Nebenfaden), falls sie vorhanden sind, entwickeln; bei Salamandra fehlen sie. *P. pr. (Fil. princ.)* Pars principalis (Hauptstück des Schwanzes) mit der Fortsetzung des Filum principale. *P. t. (Fil. marg.)* Pars terminalis (Endstück des Schwanzes) mit der Fortsetzung des Filum marginale. — Für Fig. 49 m_2, Querschnitt durch das Verbindungsstück eines Spermium von Salamandra maculosa, gelten dieselben Bezeichnungen.

einem großen Gebilde (*Cl.* in Fig. 49 m_1) auswächst, als „Halsstück“ bezeichnen. Es wird, wie erwähnt (p. 108), von den Autoren bis jetzt „Mittelstück“ benannt.

Was die histogenetische Bildung des Schwanzes der Salamanderspermien betrifft, so wissen wir über den Achsenfaden, wie eben bemerkt, sicher nur so viel, daß er in Verbindung mit dem hinteren Centrosom hervorwächst, oder, um nur das unmittelbar Feststellbare zu sagen, von seinem ersten Erscheinen an mit dem letzteren in Verbindung steht.

Die Hülle des Achsenfadens liegt letzterem, wie Querschnitte lehren (s. Fig. 49 m_2 *Inv.*) nur einseitig auf, und zwar an der „Bauchseite“ nach der von Czermak eingeführten Bezeichnungsweise s. S. 116. Diese Seite ist konvex, die gegenüberliegende „Rückenseite“ ist rinnenartig ausgetieft (*F. princ.* Fig. 49 m_2), und aus dieser Rinne erhebt sich die Membrana undulatoria (*M. undul.*) mit dem Randfaden (*F. marg.*) an ihrem freien Rande. Die Hülle leitet Meves vom Cytoplasma der Spermatide ab, und zwar in folgender Weise: Wie zuerst F. Hermann (115) zeigte, nimmt der Ring (*Ann.*, Fig. 49 h—m_1) eine pessarförmige Gestalt an und legt sich mit seiner Längsachse in die Längsrichtung der Spermatide, derart, daß der proximale Halbring des Pessars zur Rückenseite des sich bildenden Spermium, der distale zu dessen Bauchseite gewendet ist; der Achsenfaden zieht durch die Mitte der Pessarlichtung hindurch (Fig. 49 k). Nun trennen sich die beiden Hälften des Pessars von einander; die proximale bleibt am Halsstücke, d. h. am vorderen Centrosom, liegen und verschmilzt alsbald mit ihm, die distale wandert an der Bauchseite des Achsenfadens eine beträchtliche Strecke weit entlang, wobei ihre beiden freien Rißenden auf dem Achsenfaden gleiten (Fig. 49 l und m_1). Sie nimmt auf ihrem Wege Zellprotoplasma mit, welches nach Meves die in Rede stehende ventrale Hülle des Achsenfadens liefert. Wie sich die Umbildung des Protoplasmas zur Hüllsubstanz des Näheren gestaltet, wissen wir nicht.

Verbindungsstück. Die Genese des Verbindungsstückes ist auf das genaueste mit dem eben Besprochenen verknüpft. Wir haben schon — s. p. 113 — vorweggenommen, daß als Verbindungsstück derjenige Teil des Spermium zu betrachten sei, welcher zwischen den beiden Teil-Stücken des hinteren (distalen) Centrosoms gelegen ist und noch diese beiden Centrosomstücke einbegreift. Indem wir das Verbindungsstück so annehmen, entspricht es völlig dem, was Retzius am ausgereiften Spermium darunter verstanden wissen wollte. Wie nun dieses Stück histogenetisch entsteht, ist in der eben gegebenen Beschreibung der Bildung der Achsenfadenhülle bereits dargelegt worden; die Schilderung von Meves läßt an Klarheit und Bestimmtheit nichts zu wünschen übrig. Bemerkenswert ist, wie nochmals hervorgehoben werden soll, daß das vordere Stück des distalen Centrosoms (der vordere Halbpessarring) fest mit dem Halsstücke, dem proximalen

Centrosom, verschmilzt; eine Zwischensubstanz, wie wir sie beim Säugetiere und beim Menschen finden werden, scheint hier nicht vorhanden; demnach ist es auch nicht möglich, eine scharfe Grenze zwischen Halsstück und Verbindungsstück bei den Urodelen anzugeben.

Ueber die Histogenese der Membrana undulatoria ist zur Zeit noch nichts Näheres zu berichten; ihr Randfaden läßt sich nach Meves (171, p. 365) bis zum Halsstücke verfolgen (Fig. 49 *k* und *l*). Schon im beschreibenden Teile sahen wir, daß das Verbindungsstück der Urodelen eine beträchtliche Länge hat — zwischen *c.p.I.* und *c.p.II* (Ann. I und Ann. II) in Fig. 49 m_1. — Soweit wie von *c.p.II* (Fig. 49 m_1) die Membrana undulatoria noch reicht, ist das Hauptstück, von da ab das Endstück zu rechnen; histogenetisch ist speziell über diese Teile nichts Genaueres bekannt.

Wie die Fibrillen des Randfadens sich bilden und wann, wie ihre Zwischen- oder Kittsubstanz, darüber wissen wir zur Zeit gleichfalls noch nichts. Nur der Randfaden hat, wie seinerzeit angegeben wurde, bei den Amphibien Fibrillen, der Achsenfaden nicht.

Bei den Säugetieren gestaltet sich die Spermiogenese im wesentlichen gleich; ich gebe zunächst die Spermiogenese bei Cavia cobaya nach Meves (171), indem ich von der Einteilung in bestimmte Abschnitte, Perioden, (3 nach Meves, 5 nach Benda, 7 nach v. Bardeleben) glaube absehen zu dürfen.

Die fertige Meerschweinchenspermatide zeigt außer Zellleib und Kern, mit deutlichem Fadenwerk in ersterem und gröberen Chromatinbrocken nebst verbindenden Lininfäden in letzterem, ein verhältnismäßig großes Idiozom mit Körnern, die in Eisenhämatoxylin sich schwärzen, und zwei deutliche, hantelförmige Centrosomen, welche aber schon außerhalb des Idiozoms dicht an der Zellperipherie gelegen sind. Ferner finden sich ein oder mehrere „chromatoide Nebenkörper“ in Gestalt unregelmäßiger Brocken. Siehe das vorhin, p. 178, über diese Bildungen Gesagte.

Mit Beginn der Spermiohistogenese wird der Kern excentrisch verlagert, während sich sein Chromatin zunächst in der Mitte zusammenklumpt, um später sich in einem grobbalkigen Chromatinnetze an der Kernperipherie auszubreiten.

Im Idiozom sammeln sich die in Eisenhämatoxylin dunkelnden Körner, deren jedes einen lichten Hof erhält, zu einem einzigen großen Korne, Archosoma, Moore (175), an, welches, umgeben von einem größeren Lichthofe, sich dem Kerne nähert; der Rest des Idiozoms erscheint halbmondförmig dem Lichthofe angeschmiegt. Das Archosom nebst seinem Lichthofe geht in das Perforatorium und in die Kopfkappe auf, und zwar in folgender Weise:

Zunächst sondert sich das Archosom in eine hellere Außen- und dunklere Binnenzone, welch letztere wie eine dunkle Kugel in der Außenzone erscheint; um diese wieder liegt der Lichthof, an diesem endlich der Idiozomrest. Dann lagert sich das Ganze an den proximalen Kernpol dicht an; die Wand des nunmehr deutlich als Umhüllungsbläschen erscheinenden Lichthofes verschmilzt mit der Kernwand, jedoch nur zu den Seiten des dunklen Innenkörpers, welcher, unter halbkugeliger Abplattung, mit der Kernwand ebenfalls verschmilzt. Die hellere Außenzone wird dadurch auf den proximalen Umfang des Innenkörpers beschränkt. Indem nun die Membran des Lichthofbläs-

chens sich über die Kernmembran bis jenseits des Kernäquators hin ausbreitet, liefert sie die Kopfkappe. Das Archosoma wird, indem es (beim Meerschweinchen) die früher beschriebene abgeplattet-löffelförmige Gestalt annimmt (Fig. 50 g und 50 h *Pf.*), zum Perforatorium (Akrosom v. LENHOSSÉK) und ist natürlich auch von der Kopfkappe überzogen. Der Idiozomrest gleitet an der Seite des Kernes hinab zu dessen distalem Pole hin; er verschwindet gegen das Ende der Spermienbildung. — Die definitive Krümmung, sowie die Trennung in die zwei Blätter mit Zwischensubstanz (p. 141) kommen beim Perforatorium von Cavia erst nach Abstoßung der Spermien in das Samenkanälchenlumen zustande.

Verhalten der Centralkörper. — Fig. 50. — Vom distalen (hinteren) Centralkörper nimmt wie bei Salamandra rasch ein feiner Faden, die Anlage des Achsenfadens, seinen Ausgang. Dann nimmt der vordere, dem Kerne dicht angeschmiegte Centralkörper eine Lage ein, welche ihn in einen rechten Winkel zum hinteren stellt, der mit seiner Längsachse in der Längsachse der Zelle gerichtet bleibt. (Dieses Stadium ist in Fig. 50 nicht gezeichnet.) Nunmehr krümmt sich der hintere Centralkörper hakenförmig um; der eine, näher dem Kerne gelegene Hakenschenkel kommt nahezu parallel mit dem vorderen Centrosom zu stehen, der andere behält die ursprüngliche Richtung (die der Geißel) bei und zeigt sich beim Uebergange in die letztere durch ein Knöpfchen verdickt, während das freie Ende des anderen Hakenschenkels gleichfalls anschwillt. Auch der vordere Centralkörper, der mit der Kernwand verschmilzt, ändert seine Gestalt, indem er nach der Seite hin, an welcher die beiden Hakenschenkel des hinteren Centrosoms ineinander übergehen, einen kleinen, stielförmigen Ansatz bekommt. Das am Stielchen sitzende dickere Stück ist das, welches mit der Kernwand verschmilzt und nunmehr wie in den Kern eingedrückt erscheint.

Ich füge hier sofort die späteren Veränderungen der Centralkörper an: Der senkrecht zur hinteren Zellenwand gestellte, in die Geißel übergehende Hakenschenkel (*c.p. I*) des hinteren Centrosoms zerfällt in zwei Knötchen, von denen das eine (distale) jenes eben erwähnte Geißelknöpfchen (*c.p. II*) ist (Fig. 50 c), das andere (*c.p. I* [*α*] Fig. 50 d) gerade dem Uebergange in den proximalen (queren) Hakenschenkel entspricht. Das distale stärkere Knötchen, von dem die Geißel ausgeht, wandelt sich in einen Ring um (*c.p. II*, Fig. 50 d), durch den die Geißel hindurchtritt, um sich mit dem Knötchen *c.p. I* (*α*) zu verbinden. Ich betone hier sofort, daß, wie wir aus dem Gesagten entnehmen müssen, dieses Knötchen gleichfalls ein Stück des ursprünglichen hinteren Centrosoms ist. Der Rest des vorderen Hakenschenkels schwillt unterdessen stark keulenförmig an.

Der vordere Centralkörper (*c.a.*) zerfällt nunmehr in eine ventrale und in eine dorsale Hälfte; erstere, die ventrale, weiter in drei nebeneinander gelegene Knötchen, vordere Centrosomknötchen (Halsknötchen, *Nd. a.*, Fig. 50 e und f). — Die Bezeichnungen „ventral" und „dorsal" sind in dem p. 139 erklärten Sinne zu nehmen. — Ebenso zerfällt der horizontale, keulenförmig verdickte Hakenschenkel in drei entsprechende Knötchen, hintere Centrosomknötchen (*c.p. I*, *Nd. p.*), von denen das der Verdickung entsprechende das größte ist. Diese drei hinteren Knötchen treten nun mit den drei vorderen durch feine Fäden, Centrosomfäden *m.*, in Verbindung, und es erscheint zwischen allen diesen Dingen eine homogene Zwischensubstanz.

Der feine Stiel, der vom vorderen Centrosom (Fig. 50 c und d) abging, schwindet, desgleichen die dorsale Längsspalthälfte dieses Centrosoms, von der soeben die Rede war; wenigstens ist an den von **Meves** abgebildeten reifen Spermien nichts mehr davon zu entdecken, während sie in der Profilansicht eines noch nicht voll entwickelten Spermium als Punkt an der distal-dorsalen Kopfkante erscheint (*k* in Fig. 50 g). Vgl. hierzu auch p. 139/140.

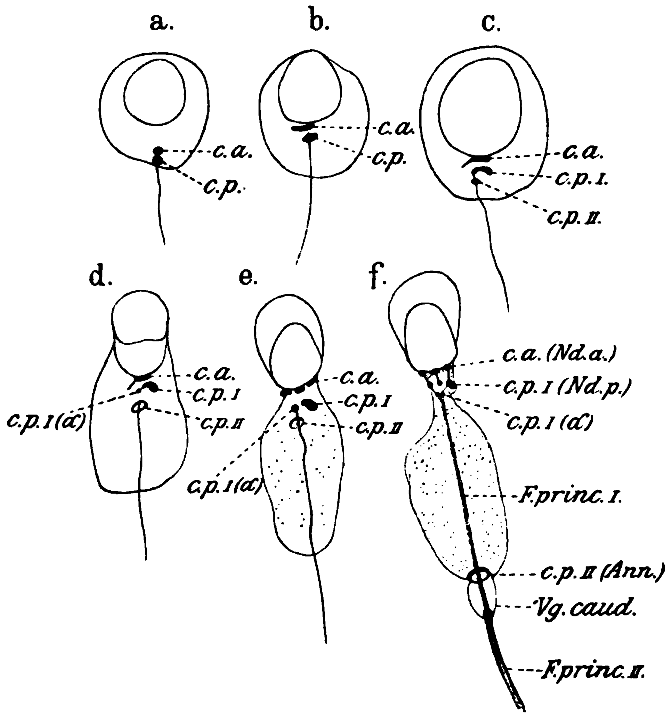


Fig. 50 (a—f).

Fig. 50 a—f. 6 Schemata zur Erläuterung der Spermiogenese beim Menschen und bei Cavia cobaya, entworfen nach Zeichnungen und Angaben von Meves (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54). Figg. a und b nach dem Verhalten beim Menschen (Textfiguren n—p Meves), die übrigen nach den Befunden bei Cavia cobaya. *c.a.* Centrosoma anterius (vorderes, proximales Centrosom). *c.p.* Centrosoma posterius (hinteres, distales Centrosom, in sämtlichen Figuren). *c.p.I* Vorderstück des hinteren Centrosoms. *c.p.II* Hinterstück des hinteren Centrosoms (Figg. c—f). *c.p.I(α)* Teil vom Vorderstücke des hinteren Centrosoms, welcher sich später mit dem Hauptfaden verbindet (Figg. d—f). *c.a.(Nd.a.)* Centrosoma anterius (Noduli anteriores), vordere Endknöpfchen, aus dem vorderen Centrosom entstanden. *c.p.I(Nd.p.)* Centrosoma posterius (Noduli posteriores), hintere Endknöpfchen, aus dem hinteren Centrosom entstanden. *F.princ.I* vorderer, bei der ersten Anlage dünnerer Teil des Filum principale (Hauptfadens). *c.p.II(Ann.)* Centrosoma posterius (Annulus), distales Stück, Ring, Schlußring. *Vg.caud.* Vagina caudalis (Schwanzblase). *F.princ.II* hinterer, bei der ersten Anlage dickerer Teil des Hauptfadens.

Der vom hinteren Centralkörper ausgegangene Ring (*c.p.II*, Fig. 50 d und e, und *c.p.II*, *Ann.*, Fig. 50 f) rückt an das distale Ende des um den Anfangsteil des Achsenfadens (*F. princ. I*, Fig. 50 f) in länglicher Form sich ansammelnden Cytoplasmas bis an die Schwanzblase, s. weiter

unten (*Vg. caud.*, Fig. 50 f)[1]) heran; nach und nach wird er immer undeutlicher und ist am reifen Spermium nicht mehr zu entdecken; in Fig. 50 h ist seine Stelle angedeutet.

Aehnlich ergeht es dem mittleren, aus dem horizontalen (vorderen) Hakenschenkel des hinteren Centrosoms entstandenen Knötchen; nur erhalten sich von ihm ein oder zwei Fädchen, die zum mittleren Knötchen des vorderen ventralen Centralkörpers ziehen.

Die beiden seitlichen, aus diesem Hakenschenkel hervorgegangenen Knötchen bilden sich ein wenig zurück und werden schließlich in das vordere Ende der Spirale des Verbindungsstückes aufgenommen; ihre Verbindungsfäden mit den Knötchen des vorderen Centrosoms bleiben bestehen. Vgl. p. 139—141.

Bei der Ratte und beim Menschen vollziehen sich nach MEVES die Umbildungen der Centralkörper im wesentlichen in derselben Weise, wie beim Meerschweinchen. Jedoch sind folgende Abweichungen zu bemerken: Der Kern sendet dem vorderen Centralkörper einen Fortsatz entgegen, an welchen dieser Körper sich anheftet und nun durch den sich wieder einziehenden Fortsatz an den Kern herangebracht wird. Der Centralkörper wächst dabei in ein Stäbchen aus, welches einen stielförmigen Fortsatz in das Cytoplasma entsendet und quer zur Achse der Zelle dem Kerne angelagert ist. Der hintere Centralkörper, von dem der Achsenfaden ausgeht, wird stumpf-kegelförmig, mit der Spitze zum Kern hin gewendet (vgl. Fig. 50 b); er zerfällt später in einen (vorderen) Knopf, von dem der Faden ausgeht, und in einen Ring, durch den der Faden hindurchtritt. Der Knopf, welcher dem JENSEN'schen Endknöpfchen entspricht, verbindet sich durch eine Zwischenmasse mit dem vorderen Centralkörperchen; dies verschmilzt nunmehr innig mit dem Kerne, insbesondere bei der Ratte; beim Menschen erscheint es an den reifen Spermien häufiger als kleine Erhebung am hinteren Kernpole. Centrosomfäden bilden sich nicht.

Die im Vorigen mitgeteilten Befunde erweisen, daß bei Säugetieren (nach MEVES) nur der hintere Centralkörper mit der Bildung des Achsenfadens, also des Spermienschwanzes, zu thun hat. Ferner zeigt sich, daß auch der vordere Centralkörper nebst einer Zwischensubstanz und nebst Fäden (Meerschweinchen) sich, wenn auch eng mit dem Kerne verbunden, erhält. Sonach berechtigt uns die Entwickelungsgeschichte, außer Kopf und Schwanz noch einen dritten Teil bei den Spermien zu unterscheiden, den Hals. Siehe das p. 109 ff. Gesagte.

Wie vorhin bemerkt, bestehen bei Salamandra in dem Verhalten der Centrosomen zum Achsenfaden einige Besonderheiten, welche ich hier nach einer brieflichen Mitteilung von MEVES und nach seiner Darstellung im Archiv für mikroskop. Anat., Bd. 50, 1897, pp. 119, 130 und 131, wiedergebe: Der neugebildete Achsenfaden, den wir zunächst — siehe Figg. 48 a und b — mit dem hinteren Centrosom in Verbindung finden, tritt später durch den Ring, in welchen der ganze hintere Centralkörper übergeht, hindurch bis zum vorderen Centralkörper hin, an welchen er nunmehr angeheftet erscheint. In der Folge, sobald der Ring sich pessarförmig umzugestalten beginnt, sieht man das hintere Ende des

1) Statt *Vg. caud.* (Vagina caudalis) sollte in der Figurenbezeichnung „*Ves. caud.*" (Vesica caudalis) stehen, um eine Verwechselung mit der Schwanzscheide, für welche *Vg. caud.* gebraucht wurde, zu vermeiden. Es handelt sich um zwei verschiedene Bildungen.

vorderen Centralkörpers, an welchem der Achsenfaden sitzt, sich aufhellen, welcher Vorgang von Meves als eine Einschmelzung dieses Endes aufgefaßt wird. Hierdurch trennt sich der Achsenfaden vom vorderen Centralkörper wieder ab. Jetzt verschmilzt das vordere Halbpessar des hinteren Centralkörpers mit dem Reste des vorderen Centrosoms und bildet so dessen distales (hinteres) Ende; mit diesem Ende, welches also endgiltig dem hinteren Centrosom angehört, verbindet sich (sekundär) auf die Dauer der Achsenfaden.

Weitere Umwandlungen des Kernes. Wir sahen, daß der Kern zunächst eine excentrische Lage angenommen hatte; später zieht sich der Zellleib nach hinten bis zum distalen Rande der Kopfkappe vom Kerne zurück. Letzterer streckt sich in die Länge, plattet sich ab und spitzt sich am proximalen (vorderen) Ende ein wenig zu. Das grobmaschige Chromatinnetz wandelt sich in ein feinmaschiges, aus dünnen Netzfäden bestehendes um. Später nimmt mit (namentlich vorn) sich steigernder Abplattung der Kern an Volumen ab und gewinnt ein homogenes Aussehen, indem das Chromatinmaschenwerk immer enger wird und der Kernsaft sich eindickt. Am Schlusse der dritten Periode hat der Kern seine Löffelform (beim Meerschweinchen) erreicht und ist zum Kopfe der Spermie geworden.

Verhalten des Cytoplasmas und Bildung der Schwanzmanschette. Im Cytoplasma treten nach und nach zahlreiche Fettkörnchen auf. Um den Ursprung des Achsenfadens herum bilden sich dann, den Angaben von Meves zufolge, feine Fäden im Cytoplasma, die sich zu einem — verstehe ich die Beschreibung und Zeichnung von Meves recht — sanduhrförmigen Faserkorbe zusammenfügen. Dann verschmelzen die Fäden miteinander, und der Korb wird zu einem hyalinen Rohre, der Schwanzmanschette, welche die Centrosomenabkömmlinge, den Beginn des Achsenfadens und anfangs auch den hinteren Kernpol umgiebt. Indem sich später das Cytoplasma, dem die Schwanzmanschette angehört, gänzlich vom Kerne zurückzieht und nur noch denjenigen Teil des Achsenfadens, welcher später dem Verbindungsstücke angehört, einscheidet — s. weiter unten — wird der hintere Kernpol frei. Gegen Ende der Spermiohistogenese soll nach Meves die Schwanzmanschette schon wieder schwinden; ihre Bedeutung ist noch unaufgeklärt.

In dieser Periode treten dann auch im Cytoplasma die zuerst von v. Ebner (75) bei der Ratte beschriebenen, von ihm ihrer Neigung zu Farbstoffen wegen als „tingierbare Körner“ bezeichneten Bildungen auf. Da sie mit dem betreffenden Teile des Cytoplasmas, nachdem sie sich vorher zu größeren Ballen zusammengeklumpt haben — Fig. 50 g — zu Grunde gehen, kann ihnen eine besondere Bedeutung bei der Spermiogenese wohl nicht zugesprochen werden.

Ein Teil des Cytoplasmas beteiligt sich indessen in hervorragender Weise an der Spermienbildung, und zwar insbesondere bei der Herstellung des Verbindungsstückes und der Hüllen des Achsenfadens; wir besprechen den letzteren an dieser Stelle mit.

Die erste Anlage des Achsenfadens erscheint, wie wir sahen, an der Spermatide gleich zu Beginn ihrer Umformung zur Spermie. Schon bevor das hintere Centrosom auf seiner Wanderung die hintere Zellperipherie erreicht hat, beginnt aus ihm, oder sagen wir „in steter

Verbindung mit ihm“, ein feines Fädchen hervorzuwachsen, welches bald eine ansehnliche Länge erreicht. Dieses Fädchen ist schon deutlich erkennbar und ragt bereits aus der Spermatide hervor, während diese noch ihre rundliche, gewöhnliche Zellenform bewahrt hat. Vgl. Fig. 44, 46 und 50 a. Sobald das hintere Centrosom dicht an die Zellperipherie gerückt ist, ragt die Geißel gänzlich aus der Zelle heraus. Mit der Wanderung der Centrosomengruppe zum Kerne hin, dessen hinterem Pole sie zustrebt, wird ein bei verschiedenen Tieren verschieden langer Teil des primitiven Achsenfadens wieder von dem Cytoplasma umschlossen; immer aber bleibt ein ansehnlicher Teil, der sich mit der weiteren Entwickelung bedeutend verlängert, frei. Ich sehe hier von der bei Salamandra — und nach Benda in einem ähnlichen Prozesse auch bei Säugetieren — zur Schwanzmanschettenbildung führenden Einstülpung der Zelle (Figg. 48 b, c, d) einmal ab. Es ist somit ein intracellulärer Teil des Achsenfadens schon frühzeitig von einem extracellulären zu unterscheiden. Auf diese Unterscheidung ist Gewicht zu legen, da nach den Untersuchungen von Meves (167 und 171) und Benda (36, 37 und briefliche Mitteilung), denen ich mich anschließe — vgl. p. 114/115 —, das Cytoplasma der Spermatide, wenigstens bei den Säugetieren, sich nicht weiter über den Achsenfaden distal hinüberzieht, als der Ring an letzterem entlang wandert. Dies fanden wir, s. das vorhin Gesagte, auch bei Salamandra. Da nun durch den Ring die distale Grenze des Verbindungsstückes bezeichnet wird, so darf man sagen, daß der intracelluläre (oder der innerhalb der Schwanzmanschette gelegene) Teil des Achsenfadens derjenige sei, der dem späteren Verbindungsstücke entspreche.

Wie Meves gefunden hat, ist dieser Teil des Achsenfadens (*F. princ. I*, Fig. 50 f) anfangs auch dünner als der extracelluläre.

Frühzeitig erscheint um den intracellulären Teil des Achsenfadens herumgelagert eine kleine, spindelförmige oder länglich ellipsoidische Blase, welche alsbald mit dem Ringe an die Zellperipherie rückt, während der Zellenleib sich streckt (*Vg.caud.*, Fig. 50 f). Diese Blase, Schwanzblase, geht bei der gemeinsamen Wanderung dem Ringe um eine Strecke vorauf, entfernt sich aber nicht von der Zellperipherie, sondern bleibt hier (distal) dicht am Ringe liegen, wie dies Fig. 50 f zeigt. Der Achsenfaden behält innerhalb dieser Blase seinen geringeren Durchmesser.

Die Blase ist von v. Bardeleben bei menschlichen Spermien zuerst gesehen worden, jedoch irrtümlicherweise als hinteres Centrosom gedeutet, was begreiflich wird, da sie beim Menschen einen in OsO_4 sich bräunenden, in Eisenhämatoxylin sich schwärzenden Inhalt hat. Meves erkannte zuerst die Blasenform und deutete sie als durch eine partielle Abhebung der inneren Hülle des Achsenfadens entstanden. Die Blase schwindet später; was sie bei der Spermiohistogenese zu leisten habe, ist noch nicht aufgeklärt. Sie ist wohl von der Schwanzmanschette zu unterscheiden; die Bezeichnung *Vag. caud.* bedeutet in den Figg. 48 und 50 nicht dasselbe; s. die Anm. zu p. 191.

Wie v. Brunn (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23) gezeigt hat, erreicht der Achsenfaden schon früh seine definitive Länge; Meves fand, daß

er mit der Ausbildung der übrigen Spermienteile auch seine endgiltige Dicke erreicht, und zwar zunächst im Bereiche des Hauptstückes.

Die Hüllen des Spermienschwanzes entwickeln sich in folgender Weise: Dicht um den Achsenfaden legt sich im Bereiche des Verbindungsstückes zunächst eine dünne innere Hülle, Involucrum internum (s. Fig. 6 D *Inv. int.* und 43 B *Inv.*), an. Einen Beweis für ihr Vorhandensein erblickt Meves in der von ihm entdeckten, eben beschriebenen Blase (*Vg. caud.*). Diese innere Hülle geht ohne Unterbrechung in die Hülle des Hauptstückes über, welche Meves für ein Eigenprodukt (vielleicht „Ausscheidung") des Achsenfadens hält; demnach dürfte dem Involucrum internum des Verbindungsstückes dieselbe Entstehungsweise zugeschrieben werden. — Falls auch, wie vermutet wird, der Endfaden noch eine Hülle besäße, würde diese gleichfalls hierherzurechnen sein.

Aus dem Cytoplasma gehen dann, insbesondere am Halsstücke und am Verbindungsstücke, zwei weitere Hüllen hervor, die äußere Hülle, Involucrum externum (Fig. 6 D *Inv. ext.*) und die

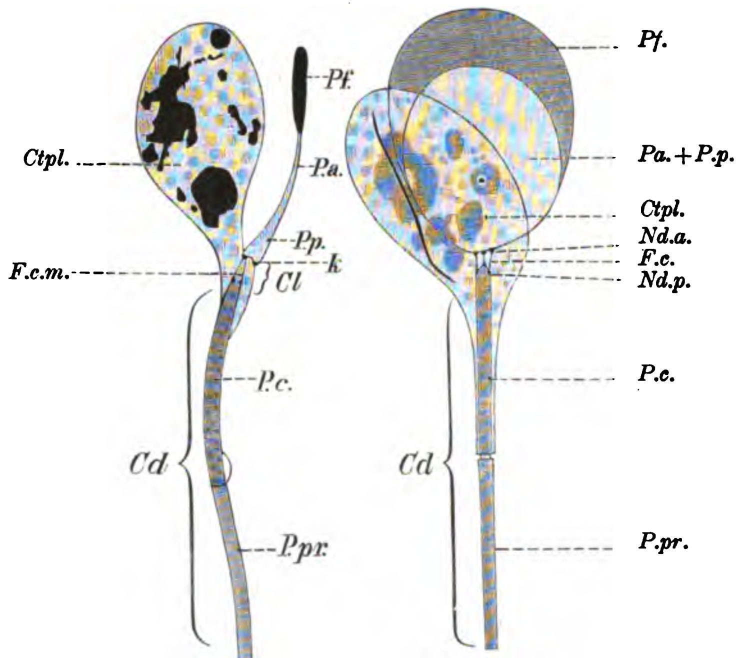


Fig. 50 g und h. Ein in der Entwickelung fast fertiggestelltes Spermium von Cavia cobaya (nach Meves, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54), 50 g von der Kante, 50 h von der Fläche gesehen. *Ctpl.* Cytoplasmarest, vom Kopfe des Spermium getrennt. *Pf.* Perforatorium. *P.a.* Pars anterior (Vorderstück) des Kopfes. *P.p.* Pars posterior (Hinterstück) des Kopfes. *F.c.m.* Filum centrosomatum medium (mittlerer Centrosomfaden). *k.* hinteres (dorsales) Längsspaltstück des proximalen Centrosoms, hier (im Profil) als Knötchen erscheinend. *Cl.* Collum (Hals). *P.c.* Pars conjunctionis (Verbindungsstück). *P.pr.* Pars principalis (Hauptstück). *Cd.* Cauda (Schwanz). *P.a.* + *P.p.* Stück des Kopfes, welches Teile von der Pars anterior und auch von der Pars posterior umfaßt. *Nd.a.* Noduli anteriores (vordere Centrosomknötchen). *F.c.* Fila centrosomatum (Centrosomfäden). *Nd.p.* Noduli posteriores (hintere Centrosomknötchen). Näheres im Text.

Spiralhülle (Fig. 6 D und Fig. 43, *Spir.* + *Sbst int.*), welche zwischen der inneren und äußerēn Hülle gelegen ist. Die letztere schmiegt sich bei reifen Spermien der Spiralhülle so dicht an, daß sie mit ihr zusammenzufallen scheint.

Erst durch MEVES ist die Herkunft dieser äußeren Hülle aus dem Cytoplasma klargestellt worden. Sie bildet auch die an jungen Samenfäden vorhandene, bereits von DUJARDIN und KÖLLIKER wahrgenommene spindelförmige Auftreibung im Bereiche des Verbindungsstückes.

Die Spiralhülle anlangend, so zeigte zuerst v. BRUNN (Arch. f. mikr. Anat., 1884), daß dieselbe aus dunkelglänzenden Körnchen des Cytoplasmas hervorgehe, welche dem Achsenfaden sich auflagern und der Quere nach zu einem spiraligen Faden verschmelzen.

Später wollte sie G. NIESSING (Würzburger Verhandl., 1889), ebenso wie die Schwanzmanschette und im Zusammenhange mit der letzteren, auf die röhrenförmig ausgezogene Kernmembran, die der Quere nach zerfalle, zurückführen, F. HERMANN dagegen und BENDA (in früheren Mitteilungen — vgl. No. 35) auf den auswachsenden „Ring". Diese Ansicht ist auch von dem neuesten Autor auf diesem Gebiete, SCHÖNFELD (231), wieder aufgenommen worden.

Ich zweifle jedoch nicht, daß die Ansicht v. BRUNN's in der Fassung und Erweiterung, welche sie durch die jüngsten, ausgezeichneten Untersuchungen BENDA's (37 und 38) erhalten hat, das Richtige trifft. Der Zuvorkommenheit BENDA's verdanke ich Einsicht in seine Originalpräparate und die Originalzeichnungen, welche in Fig. 46 wiedergegeben sind; diesen zufolge muß ich BENDA zustimmen, wenn er die Spiralhülle auf die von ihm nachgewiesene Mitochondria zurückführt (vgl. p. 145 und p. 182, 183). Die Mitochondriakörner verschmelzen, wie es v. BRUNN angegeben hat, und bilden dann bei den Spermien verschiedener Tiere einen homogen erscheinenden Spiralfaden, dessen Windungen später meist so eng zusammenliegen, daß man sie nicht gut mehr als spiralige unterscheiden kann. In anderen Fällen, z. B. beim Sperling, kommt es nicht zur Bildung einer Spirale, sondern nur zu der eines lockeren Fadens. Die Spirale kann eng (dicht) gewunden sein (Mus musculus), s. Fig. 46, oder locker (Columba, Lacerta); sie kann starkfädig oder feinfädig sein, endlich zu einer Art homogener Röhre sich umbilden. BENDA verlegt sie da, wo sie in das Bereich der Schwanzmanschette kommt, auf die Außenfläche derselben; so hängt sie in ihrer Breite von der letzteren ab, in ihrer Länge von der Ausdehnung des Cytoplasmas auf die einzelnen Teile der Spermie.

So beschränkt sich die Spiralhülle bei Säugern auf das Verbindungsstück; bei der Taube und bei Lacerta umfaßt sie den Kopf und den Halsteil der Spermie (BENDA 37). Bei den Anuren findet sie sich am Halsteile und am proximalen Geißelteile (Verbindungsstücke); bei Bombinator erkennt man chondriogene Bildungen an Kopf und Geißel, jedoch sah BENDA hier keine deutliche Spirale. Bei Urodelen fand er eine enge Spirale, soweit sich das Protoplasma mit dem Ringe vorschiebt, also in der ganzen Länge des Verbindungsstückes. Bei den Selachiern und Pulmonaten hinwieder bekleidet die Mitochondrienhülle, bezw. Spirale, das hier langgestreckte Halsstück.

In Fig. 46 ist die allmähliche Entwickelung der Mitochondrienspirale von Mus musculus deutlich zu verfolgen.

Ebensowenig wie über die Histogenese der Fibrillen des Randfadens und der der Wellenmembran — s. das vorhin bei Salamandra Gesagte — wissen wir über die Fibrillen des Achsenfadens, deren Kittsubstanz und über die Zwischensubstanzen am Halsstücke und an der Spiralhülle. (Vgl. die Figg. 6 D und 43, wo diese Dinge bezeichnet uud erklärt sind.)

Im Nachfolgenden sollen noch neben wichtigeren geschichtlichen Daten einige von der MEVES'schen Darstellung abweichende Angaben angeführt werden.

BENDA, dem wir neben MEVES, v. LENHOSSÉK und F. HERMANN die eingehendsten Untersuchungen über die Spermiohistogenese verdanken, hatte die Umbildung des Kernes in den Spermienkopf derart beschrieben, daß sich das Chromatin der Spermatide zunächst an der Kernperipherie kapselartig ansammle und darauf der Kern sich zur Herstellung der Kopfform abplatte. Für das Meerschweinchen trifft dies nach MEVES nicht zu; neuerdings hält auch BENDA diese seine Darstellung nur noch für die Sauropsiden aufrecht (37).

Für die Entstehung des Halsstückes bestehen verschiedene Differenzen zwischen MEVES einerseits und F. HERMANN, sowie BERTACCHINI (40—43) andererseits, auf welche hier jedoch nicht näher eingegangen werden kann. Ich verweise auf die betreffenden Angaben von MEVES (171).

BENDA (37), SUZUKI (243) und v. KORFF (130) haben gleichzeitig das wichtige Ergebnis gewonnen, daß das sogenannte „Mittelstück“ der Selachier und der Pulmonaten — nach meiner Auffassung das Halsstück — nichts als das besonders stark in die Länge gewachsene vordere Centrosom sei. Das stimmt mit dem Verhalten der Urodelen; nur daß hier das vordere Centrosom, wenn auch ansehnlich sich vergrößernd, doch nicht ein so auffallendes Längenwachstum zeigt. BENDA möchte (briefliche Mitteilung) das Stück als „Mittelstück“, oder „centrokorpuskuläres Spermienstück“ benennen. Ich würde am liebsten den Namen „Mittelstück“ ganz fallen lassen, da er zu Verwechslungen mit dem Verbindungsstück führen kann. (Vgl. das p. 110 und 111 Gesagte.) Interessant scheint mir insbesondere der von BENDA und v. KORFF geführte Nachweis, daß bei Evertebraten (Pulmonaten) dieselbe außerordentliche Entwickelung des Halsstückes vorkommt, wie bei einzelnen Vertebratenklassen.

Die wahren Centrosomen der Säugetierspermatiden und ihr Verhalten bei der Spermiohistogenese wurden als solche ungefähr gleichzeitig von MEVES und von v. LENHOSSÉK, denen später BENDA sich anschloß, erkannt; MEVES hat ihre Umwandlungen am genauesten verfolgt.

MEVES giebt an, daß sich ein ansehnliches Stück des Cytoplasmas bei der Spermiogenese des Meerschweinchens abstoße, nachdem es sich vorher, samt den in ihm enthaltenen tingierbaren Körpern, eventuell auch dem chromatoiden Nebenkörper, vom Verbindungsstücke der jungen Spermie abgeschnürt habe (s. Figg. 50 g und h). Dies Stück Cytoplasma werde dann von einer Fußzelle aufgenommen und resorbiert. Schon bei BROWN (62a) und bei v. EBNER (75) finden wir eine ähnliche Angabe von der Ratte; REGAUD (222, I) scheint diesen Vorgang für die Säugetiere zu verallgemeinern; die abgestoßenen Stücke bezeichnet er als „Corps résiduels“. BENDA, welcher früher ein Zugrundegehen des Cytoplasmas angenommen hatte, spricht sich neuerdings (briefliche Mitteilung)

gegen ein solches aus; es handle sich vielmehr um eine Reduktion, Zusammenschrumpfung des Cytoplasmas; kein Teil des Spermatidencytoplasmas gehe der Spermie, streng genommen, verloren.

Die Schwanzmanschette, welche BENDA auch bei Säugetieren durch des scheidenförmige Vordringen des Zellleibes, im Zusammenhange mit dem Ringe (Centroporus), im wesentlichen sich bilden läßt (Fig. 48), geht nach seiner neuerdings mir brieflich mitgeteilten Ansicht (während er früher für ein Zugrundegehen derselben eingetreten war), gleichfalls nicht verloren. Ebenso äußern sich E. KLEIN (126 a), BIONDI (M. 4544), G. und C. NIESSING (l. c. und No. 184 und 185), F. HERMANN (115) und v. LENHOSSÉK (142). Sonach wäre der Mantel des Verbindungsstückes aus dem gesamten cytoplasmatischen Material der Spermatide abzuleiten. Den Namen „Schwanzmanschette" führte v. LENHOSSÉK (142) für die älteren Bezeichnungen „Schwanzblase", „Schwanzkappe" ein. Seit v. KÖLLIKER, der sie zuerst bespricht (127—129), haben die meisten Autoren sie von der Kernmembran abgeleitet. RENSON (M. 2579) war der erste, welcher die Bildung der Manschette aus dem Cytoplasma erkannte und v. LENHOSSÉK (142) zeigte, daß es sich nicht um eine geschlossene Blase, sondern um eine offene „Röhre" handle.

BENDA (30) hat als erster die Umbildung des Idiozoms zum Perforatorium und zur Kopfkappe richtig dargestellt, nachdem ältere Angaben von v. LA VALETTE ST. GEORGE, MERKEL, v. BRUNN, BROWN und insbesondere von RENSON (l. c.) voraufgegangen waren. BENDA bezeichnet den Lichthof als Vakuole, den dunklen Körper, das Archosom MOORE's (176), welches die Anlage des „Spitzenkörpers", „Spitzenknopfes", „Akrosoms" darstellt, als „Korn". Weitere genaue und eingehende Angaben finden wir bei NIESSING (184, 185) und v. LENHOSSÉK (142).

Soweit ich sehe, ist die Histogenese der Spermiengeißel, das ist des Achsenfadens und seiner Nebenbildungen: Randfaden, Nebenfaden, Membrana undulatoria und intermedia, noch keineswegs völlig aufgeklärt. Die ältere Angabe, der Achsenfaden sei ein Kernprodukt, welche auf von KÖLLIKER zurückgeht und neuerdings noch u. a. von BRISSAUD (58 a), BIONDI (M. 2544) und C. NIESSING (l. c.) aufrecht erhalten wurde, muß zwar endgiltig aufgegeben werden; wir können indessen nur so viel Bestimmtes an deren Stelle setzen, daß die Achsenfadenbildung in inniger Verknüpfung mit dem Centrosom erfolgt.

Unentschieden ist es noch, ob der Faden eine reine Centrosombildung ist oder nur unter Mitwirkung des letzteren aus dem Protoplasma hervorgeht. Ohne von den Beziehungen zu den Centralkörpern zu wissen, hatten schon HENLE (Splanchnologie), v. LA VALETTE ST. GEORGE (250), FR. MERKEL (162), SERTOLI (237) u. a. den Faden für ein Cytoplasmaprodukt erklärt. MEVES faßt das so, daß er (171, p. 385) sagt, die Angaben der eben genannten Autoren seien die richtigeren und nur dahin zu ergänzen, daß am Ursprungspunkte des Schwanzfadens aus der Zellsubstanz die Centralkörper gelegen seien, welche später die Verbindung mit dem Kerne vermittelten. Es stimmt aber damit wenig die Thatsache, daß der Faden (nach MEVES) vom hinteren Centrosom ausgeht, sobald dieses die Peripherie der Spermatide erreicht hat, vgl. die Aeußerung von MEVES selbst (171, p. 363/364) und Figg. 48, 49 und 50 a. Man sollte eher erwarten, daß der Faden, wenn er eine Cytoplasmabildung wäre, schon erschiene, bevor das betreffende Centrosom an die Zellperipherie gerückt wäre.

Es kommt hinzu, daß von MEVES selbst (168 und 168 a) wie vor

ihm schon von K. W. Zimmermann (266) an Centrosomen ruhender Zellen feine Geißelfäden beobachtet wurden, sowie, daß durch v. Lenhossék (142 a) und Henneguy (115) mit guten Gründen die Ansicht verfochten wurde, es seien die Basalkörperchen der Wimperhaare in den Flimmerzellen Abkömmlinge der Centrosomen. Benda, auf dessen eingehende Darstellung (39 a) verwiesen sei, hat den Beweis hierfür, so scheint mir, durch seine neuen Färbungsverfahren einwandsfrei erbracht und zugleich gezeigt, daß die Wimperwurzeln Mitochondriabildungen sind. Es kann also auch das Centrosom selbst als das Muttergebilde des Achsenfadens angesehen werden.

F. Hermann (115) zeigte zuerst klar und bestimmt, daß die Spermiengeißel nicht vom Kerne aus entstehe, sondern getrennt von letzterem an der Peripherie der Spermatide in Verbindung mit einem kleinen Doppelkörper (Ring und Korn), über dessen Natur er aber nicht ins Klare kam, ebensowenig wie Benda, der das Ganze, anschließend an Hermann's Bezeichnung „Nebenkörper", als „chromatoiden Nebenkörper" benannte. (S. das vorhin p. 178 Gesagte.) Hermann zeigte ferner, daß der Geißelfaden mit dem Korne, aus welchem er hervorwächst, zur (späteren) distalen Kernperipherie wandert und dort sekundär mit dem Kerne verschmilzt. Es ist dies zweifellos einer der wichtigsten Fortschritte in der Erkenntnis der Spermiohistogenese. Moore (177) und Benda (34) bestätigten zum Teil Hermann's Entdeckung, worauf dann Meves (167) den nicht minder bedeutsamen Nachweis lieferte, daß die genannten Ursprungskörperchen der Spermiengeißel die Spermatidencentrosomen seien, welcher Deutung bald darauf v. Lenhossék (142) und Benda (37) sich anschlossen. Zwischen Benda und Meves besteht aber zur Zeit (briefliche Mitteilungen) noch die erhebliche Differenz, daß Ersterer die Geißel stets mit dem vorderen Centrosom in Verbindung sieht, während, wie das p. 191 eingehend mitgeteilt wurde, Letzterer sie an das hintere Centrosom anschließt.

Aus den Angaben von Mc Gregor über Amphiuma möge hier noch folgendes mitgeteilt sein: Bei der Umformung der Sphäre zum Perforatorium durchbricht die Wandung der Idiozomblase die Zellmembran der Spermatide. Die Insertion des Moore'schen Archosoms an den Kern ist durch eine Hervorragung von dessen entsprechendem Pole, sowie durch eine kragenförmig die Insertionsstelle umgebende Chromatinanhäufung markiert; dies wird auch von Benda angegeben (37). Dieselbe Chromatinanhäufung findet sich an dem gegenüberliegenden Centrosomenpole des Kernes.

Die erheblichste Abweichung von den Meves'schen Angaben bei Salamandra hat Mc Gregor bei der Bildung des Halsstückes. Bei Amphiuma soll dasselbe nicht nur vom vorderen Centrosom, sondern der Hauptsache nach von dem Idiozomreste, der nach Meves zu Grunde geht, gebildet werden. Ich glaube, daß hier seitens Mc Gregor's ein Irrtum vorliegt. Mit letzterem stimmt freilich die Darstellung von Calkins, betreffend die Spermiogenese von Lumbricus.

Der dorsale Halbring des pessarförmigen Körpers soll nach Mc Gregor nicht mit dem Halsstücke, sondern mit dem Achsenfaden verschmelzen.

Mit ein paar Worten gehe ich noch auf die merkwürdigen Abweichungen ein, welche die Spermiohistogenese von Bombinator darbietet (Ivar Broman, 59). Das Bemerkenswerteste liegt darin, daß die Centrosomen sich nicht vom Idiozom trennen, sondern zusammen am Kopfende des Kernes der späteren Spermie liegen bleiben; dieses Ende ist

anfangs der Austrittsstelle der jungen Geißel aus dem hinteren Centrosom nahe gelegen. Später rotiert der Kern 90° um seinen Mittelpunkt derart, daß das Kernkopfende nunmehr an die richtige Stelle (vorn) zu liegen kommt; so gerät denn der Geißelursprung an das vordere Kopfende der Spermie (s. Fig. 19). Der „Spieß“ wächst von dem immer mit den Centrosomen in Verbindung bleibenden Idiozombläschen mitten durch den Kern hindurch nach hinten. Broman giebt in Uebereinstimmung mit Meves an, daß bei der Bombinatorspermiogenese sich Cytoplasmaballen abschnüren, die zu Grunde gehen.

Was die Entstehung der wurmförmigen Spermien von Paludina anlangt, auf welche p. 152 verwiesen wurde, so verdanken sie ihre eigenartige Form, mit den vielen isoliert in ein Bündel zusammengefaßten Achsenfäden des Schwanzteiles, der Zerteilung der Centrosomen in 12 Einzelkörperchen, zu denen je ein Achsenfaden sich bildet. Es sei hierzu bemerkt, daß bereits G. Niessing die Centralkörper der Spermatocyten von Salamandra aus einer Anzahl Körnchen zusammengesetzt fand. Auch tritt eine sehr bemerkenswerte Reduktion der Chromosomen ein, indem nur ein Chromosom von 14 in die fertige Spermie gelangt und bei Pygaera — s. p. 152 — gar keines. Nimmt man die Chromosomen als die Träger der Vererbungspotenzen an, wofür sehr vieles spricht, dann würde eine Befruchtung mit den wurmförmigen Samenfäden wenig oder gar keine männlichen Eigenschaften übertragen. Somit haben diese Formen aller Wahrscheinlichkeit nach ein hohes Interesse (Meves, 172a).

Der Bildung von Riesenspermien liegen, soweit wir wissen — Maximow (160, 160a), Regaud (212), I. Broman (60, 61) — bereits Riesenspermatiden zu Grunde, die z. B. bei Bombinator ein normales Vorkommnis sind. Sie entstehen hier (Regaud und Broman) auf dem Wege pluripolarer Mitose aus Riesenspermatocyten oder Riesenspermatogonien, während Maximow sie auf Verschmelzung von normalen Spermatiden und in anderen Fällen auf amitotische Kernvermehrung in normalen Spermatiden ohne nachfolgende Zellteilung zurückbezieht und sie in letzter Instanz als Degenerationserscheinungen auffaßt. So weit gehen Regaud und Ivar Broman nicht; sie lassen vielmehr einzelne von diesen vielkernigen Riesenspermatiden sich zu „Riesenspermien“ oder zu anderen monströsen Formen weiter entwickeln; eine große Anzahl sollen allerdings auch nach ihren Untersuchungen degenerieren. Vgl. hierzu auch Paulmier (189).

Die Spermiogenese der Evertebraten bietet, soweit sie bekannt ist — ich erwähne die Arbeiten von v. la Valette St. George (ll. cc.), v. Korff, Benda und Meves bei den Pulmonaten (ll. cc.), de Bruyne (Verhandl. d. Anat. Gesellsch. in Tübingen 1899), Heymons (661b), Paulmier (Journ. of Morphology, Vol. XV), P. et M. Bouin (Bibliographie anatomique, T. VII) und Verson (Arch. ital. de Biol., T. XXXII, 1899) bei Arthropoden — im ganzen die gleichen Grundzüge. Der schon sehr weit in Anspruch genommene Raum gestattet indessen ein weiteres Eingehen hierauf in einem der Entwickelung der Vertebraten vorzugsweise gewidmeten Werke nicht. Außerdem ist auf das soeben erschienene „Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere“ von Korschelt und Heider, Jena, Gustav Fischer, 1902, p. 399 ff. zu verweisen.

Wir kehren nach dieser Darlegung der Spermiohistogenese der Tiere und des Menschen zurück zur Bedeutung der p. 172 ff.

beschriebenen Fußzellen und zur Entwickelungswelle der Spermiogenese. Wir sahen bereits — s. die Erklärung der Fig. 44 —, daß die Spermiohistogenese unter einer wichtigen, besonders von Benda betonten und studierten Beteiligung der vegetativen Hodenzellen (Fußzellen) ihren Ablauf nimmt, indem die Spermatiden sich zwischen die Protoplasmaausläufer der Fußzellen wie in Nischen hineinlegen und in dieser nahen Verbindung mit den Fußzellen ihre ganze histogenetische Umformung durchmachen. Erst wenn aus der Spermatide eine nahezu fertige Spermie geworden ist, werden die von je einer Fußzelle getragenen jungen Spermien bündelweise in das Hodenkanälchenlumen abgestoßen. Die geringen weiteren Umwandlungen, die sogenannten „Reifungserscheinungen“, welche die Spermien bei ihrem Aufenthalte in den Ausführungskanälen der Männchen und im Innern der weiblichen Genitalien noch erleiden, sind bereits besprochen worden.

Es wurde ferner schon erwähnt, daß die Hauptbedeutung der Kopulation in der gesicherten Ernährung der Spermatiden während ihrer Umbildung, wobei sie von den Blut- und Lymphgefäßen des Hodens möglichst weit entfernt liegen, gesucht werden müsse; hierin stimmen Benda, v. Ebner und Peter (ll. cc.) überein. So stellen sich diese Zellen denn auch in dieser Beziehung den Follikel- oder Epithelzellen im Hoden derjenigen Tiere, wo keine Fußzellen vorkommen (z. B. bei Salamandra) und, wie wir später sehen werden, den Epithelzellen der Eifollikel gleich. — Was den von Benda (37) in einem durch besondere Protoplasmafäden, „Kopulationsfäden“ ausgeübten „richtenden“ Einfluß auf die in der Entwickelung begriffenen Spermien anlangt, durch welchen die letzteren in Gruppen oder Bündel zusammengelegt werden, so macht Grobben (101) auf morphologische und physiologische Gründe aufmerksam, die hierbei in Frage kämen: Die Spermien seien Geißelzellen und als solche den Flimmerzellen homolog; Flimmerhaare seien aber stets der Lichtung der betreffenden Kanäle zugewendet; so verstehe sich das auch für die Spermiengeißeln. Der physiologische Grund sei das Nahrungsbedürfnis, dem durch die Fußzellen (durch Kernattraktion) genügt werde. Zweifelhaft sei es, ob die Fußzellen auch die ausstoßenden Kräfte für die Spermien hätten. Regaud (207, 209, 219, 220) und Loisel (153c) schreiben den Fußzellen eine besondere Sekretionsthätigkeit zu. Letztere stehe zu der richtenden, die Spermien bündelweise anziehenden Kraft, die als chemotaktische anzusehen sei, in Beziehung. Der phagocytischen Thätigkeit der Fußzellen wurde p. 196 gedacht. — Gelegentlich verzehren sie nach Regaud (222, I) auch Spermien, insbesondere abgestorbene und fehlerhaft gebildete, so wie auch abgestorbene und degenerierte Samenbildungszellen. — In vielen Fällen, Beispiele bieten die Evertebraten, ist die Zusammenlagerung der Spermien in Bündel ohne Weiteres darauf zurückzuführen, daß das Bündel in letzter Instanz aus einer einzigen Bildungszelle, deren Teilprodukte dicht zusammen liegen bleiben, entsteht. Bei den Evertebraten kommen vielerlei Variationen von Zellen vor, die im allgemeinen als Aequivalente der Fußzellen zu deuten sind. Es gehören dahin die „Follikelzellen“, die „Basalzellen“, „Nährzellen“ (der Arthropoden z. B.), die Cytophoren- (Blastophoren-) und Rhachisbildungen (bei Nematoden), ferner die großen Verson'schen Zellen (bei Insekten). Alle diese Einrichtungen dienen im Wesentlichen zur Ernährung der sich bildenden

Spermien, zu ihrer Gruppierung und zur Spermatophorenbildung. Korschelt und Heider haben sie, soweit es sich dabei um Zellen handelt, unter der Bezeichnung „Hilfszellen" zusammengefaßt (666a). — Vgl. hierzu den Abschnitt „Oogenese".

Die Samenentwickelungswelle verläuft bei den Tieren, die eine deutliche Brunstperiode auch im männlichen Geschlechte zeigen, wie die weitaus größte Zahl der nicht domestizierten Tiere

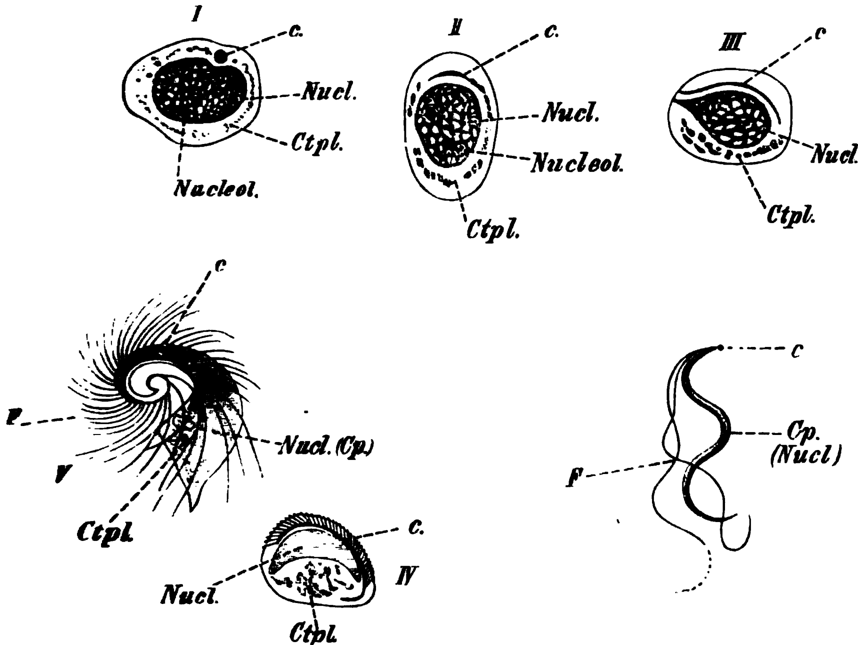


Fig. 51 I—V. Fig. 52.

Fig. 51. I Mutterzelle von *Gymnogramme sulfurea* mit rundem färbbaren Körperchen neben dem Kerne. *c.* färbbares Körperchen. *Nucl.* Kern. *Ctpl.* Zellleib. *Nucleol.* Nucleolus.

Fig. 51. II Mutterzelle von *Equisetum arvense*. *c.* mehr gestreckt als in Fig. 51 I; die Bezeichnungen sonst dieselben.

Fig. 51. III, IV, V. Weitere Entwickelungsstadien von Fig. 51 II; Bezeichnungen dieselben. *Nucl.(Cp.)* in Fig. 51 V deutet an, daß der Kern (nucleus) zum Kopf (caput) der Spermie geworden ist.
Alle Figuren nach Belajeff (28, 29); Vergr. 950.

Fig. 52. Spermium (Antherozoid) von *Sphagnum fimbriatum* nach Guignard (102), Pl. III, Fig. 63. Vergr. 1400. — Man darf wohl das kleine Knöpfchen *c* dem mit *c.* bezeichneten Körper der Figuren 51 I—V gleichsetzen. *Cp.* würde dem Kopfe der tierischen Spermien entsprechen, *F* den Geißelfäden.

dies thut, in etwas anderer Form als beim Menschen, wo eine solche Periode, wenigstens beim Manne, nicht besteht. Bei den Tieren mit Brunst sind während derselben alle Samenkanälchenabschnitte, welche sich überhaupt an der Spermiogenese beteiligen, also die Tubuli contorti, in ihrer ganzen Ausdehnung mit den vorhin beschriebenen verschiedenen Phasen der Spermienbildung ausgestattet; zwischen zwei Brunstperioden jedoch findet sich ein interimistischer Ruhezustand, während dessen man nach Benda (34) nur mehr oder weniger rückgebildete

Fußzellen, Ursamenzellen, Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden, aber keine Spermien sieht. Beim Menschen tritt ein solcher interimistischer Ruhezustand, während dessen keine Spermiohistogenese stattfindet, während der ganzen geschlechtsreifen Lebenszeit für sämtliche Samenkanälchen oder selbst für ein einzelnes Kanälchen nicht ein; immer finden sich hier gewisse Strecken mit Spermienbildung.

Bei winterschlafenden Tieren oder solchen mit langen Intermissionen zwischen den Brunstperioden, desgleichen auch bei Menschen in den Vorstadien seniler Rückbildung und während längeren Siechtums kehren die Hodenkanälchen in den von Benda so genannten primären Pubertätszustand zurück, in welchem wir nur zweierlei Zellen, die Ursamenzellen und mehr oder weniger zur ursprünglichen Cylinderzellenform zurückgebildete Fußzellen antreffen. Vgl. hierüber insbesondere Benda (34).

Prenant (202a) geht noch weiter, indem er behauptet, daß während der interimistischen Ruhezustände und auch vor Eintritt der Pubertät Perioden vorkämen, wo nur eine Zellenform, und zwar die der cylindrischen Epithelzelle in den Samenkanälchen gefunden werde. Daneben finde man aber vor der Pubertät bis zu einem gewissen Grade schon Ansätze zur Erzeugung von Spermien (Präspermatogenese).

Loisel (150—153) erhob ähnliche Befunde bei Sperlingen und Finken; auch hier soll während der Winterszeit nur eine einzige Zellenart in den Hodenkanälchen gesehen werden. Als „Präspermatogenese“ bezeichnet er dann die zum Ende des Winters in den Hoden dieser Tiere auftretende reichliche Zellenvermehrung, die aber noch nicht zur Spermienbildung führt.

Kurz mag hier noch die Spermiogenese bei den Pflanzen berührt sein. Die Erklärung der Figg. 51 I—V ist so genau gegeben, daß wenige Bemerkungen hier genügen können.

Eine Pflanzenspermatide, wenn der Ausdruck gestattet ist, hat bei den Farnen (Fig. 51 I von Gymnogramme sulfurea) die Form einer gewöhnlichen Zelle, enthält aber, und darauf sei besonders hingewiesen, neben Kern und Kernkörperchen, nach den Untersuchungen von Belajeff (24—28) u. A. ein Körperchen — in den Figg. 51 I—V rot dargestellt — welches man wohl als ein Centralkörperchen ansprechen darf; man wolle hierzu die Bemerkungen von Meves (172a) vergleichen. Im Verlaufe der Spermiohistogenese, welche in den Figg. 51 II—V von Equisetum arvense dargestellt ist, sieht man das fragliche Körperchen sich verlängern, desgleichen den Kern unter Schrumpfung (Reduktion) des Cytoplasmas; schließlich wird der Kern zum Kopfe der Spermie (Fig. 51 V) und deren zahlreiche Geißelfäden entwickeln sich vom Centralkörperchen [1]) aus. Im wesentlichen zeigt sich hier also derselbe Bildungsmodus wie bei den tierischen Spermien.

---

1) Im bisherigen Texte sind die Namen „Sphäre“, „Idiozom“, „Centrosom“, „Centralkörper“, „Centralkörperchen“ ohne besondere Erklärungen über ihre Bedeutung gebraucht worden. „Centrosom“ und „Centralkörper“ wurden unterschiedslos verwendet; der Ausdruck „Centriolen“ (Boveri) = „Centralkörner“ überhaupt noch nicht. Nach den neueren Angaben von Boveri (622b—4) und Meves (Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft in Halle a/S., 1902) ist eine strengere Scheidung notwendig geworden; ich werde daher beim Abschnitte „Oogenese“ hierauf zurückkommen.

Fig. 52 soll nur ein fertiges Spermium (von Sphagnum) illustrieren; dasselbe ist bereits früher (p. 149) besprochen worden. Die den Centralkörperchen zu vergleichenden Bildungen werden von den Botanikern als „Blepharoplasten" bezeichnet[1]). Eingehende Mitteilungen über die Pflanzenspermien mit Angabe der Litteratur finden sich bei E. ZACHARIAS (264, 265, 265a), welcher die Gleichwertigkeit des bei manchen Arten pflanzlicher Spermien vorhandenen Schraubenbandes mit dem Kopfe der Tierspermien und die der Geißeln mit dem Schwanzfaden sicher erwiesen hat (Botan. Zeit. 1881 und 1899).

Indem die Spermien, selbst in der Fadenform, als Zellen mit allen Attributen solcher nachgewiesen sind, drängt sich unabweislich ihre Aehnlichkeit mit niederen Protozoen auf, insbesondere mit Flagellaten und Sporozoen. DANGEARD (73 a I) vergleicht neuerdings die Selachier- und Pulmonaten-Spermien, indem er sich auf die histogenetischen Arbeiten von SUZUKI (243) und v. KORFF (130) bezieht, mit den Zoosporen von Flagellaten, insbesondere von Polytoma uvella Ehr. — Die Bombinator-Spermien haben eine merkwürdige Aehnlichkeit mit den einzelnen Individuen von Herpetomonas Lewisi, einer im Rattenblute lebenden Flagellate. Nach Präparaten, welche mir Dr. v. WASIELEWSKI zur Verfügung stellte, zeigen die Herpetomonaden des Rattenblutes am Zellleibe eine undulierende Membran mit einem Randfaden; da, wo letzterer mit seinem einen Ende in das Zellprotoplasma eintritt, gewahrt man eine Verdickung, ähnlich einem Ringknopfe, mit durchgestecktem Stäbchen; v. WASIELEWSKI (257 a I) vergleicht die Verdickung mit einem Cilienträger (Blepharoplasten). Beim Beginne der Bildung neuer Individuen liegt diese Verdickung dicht dem einen Kernpole an, löst sich aber später ab.

Nichtsdestoweniger ist es nicht zulässig, die Spermien als selbständige „Animalcula" aufzufassen; dazu fehlt ihnen eines, die Fortpflanzungsfähigkeit durch Erzeugung gleicher Wesen von sich aus, etwa durch Teilung oder Sprossung, wie sie die ihnen ähnlichen Protozoen besitzen.

In Ergänzung und teilweiser Berichtigung des p. 148, zu Eingang von Abschnitt 4 Gesagten sei hervorgehoben, daß wir bei Sporozoen, z. B. bei Coccidium Schubergi SCHAUD., Bildungen finden, die aus der Teilung von männlichen Befruchtungsindividuen, Mikrogametoblasten, hervorgehen und sich in allen wesentlichen Dingen wie fadenförmige Spermien verhalten. Aus einem Mikrogametoblasten entwickeln sich hier durch Teilung des Kernes eine größere Anzahl solcher spermienähnlicher Mikrogameten, wie sie für gewöhnlich genannt werden. Die Tochterkerne schnüren sich, mit ein wenig Zellprotoplasma versehen, von den Mikrogametoblasten ab, strecken sich in die Länge, erhalten zwei Geisselfäden und nehmen völlige Spermienform an. Ein Rest des Mikrogametoblasten und dessen Kerns geht zu Grunde. Die Befruchtung geschieht ganz wie bei den Sexualzellen höherer Tiere, indem je ein Mikrogamet in ein weibliches Befruchtungsindividuum, den Makrogameten, eindringt und Kernkopulation erfolgt. Vorher stößt der Makrogamet eine Anzahl Kernstücke aus,

1) Das Wort „Blepharoplast = Wimperbildner" — Einige sagen „Blepharoblast" — wurde zuerst von WEBBER (257a II) gebraucht. Richtiger wäre „Blepharidoplast", gebildet von βλεφαρίς = Wimper und πλάστος, wie λεπιδόπτερα, von λεπίς, λεπίδος und πτέρον.

so daß auch eine Reduktionsteilung, wie bei einer Richtungskörperchenbildung (vgl. Abschnitte „Ei“ und „Befruchtung“) besteht (230b).

Eine rationelle Benennung der einzelnen Spermienteile, und damit eine Vergleichung der verschiedenen Spermienformen in der gesamten Lebewelt, hätte nach Brandes (56, 57b) vor allem zu berücksichtigen, wie sich die mechanisch wirksamen Teile zu den genetisch funktionierenden verhalten. Um aber eine solche Vergleichung richtig durchführen zu können, müßten wir erst wissen, welches bei den einzelnen Spermienformen die mechanischen und welches die genetischen Stücke derselben sind. Daß das Nuklein zu den letzteren gehört, wird von Niemandem bezweifelt; jedenfalls wird darin die männliche Erbmasse gesucht — vergl. insbesondere die Arbeiten von O. Hertwig (661, mit Litt.). Wie verhält es sich aber mit dem protoplasmatischen Anteile des Spermiums, wie mit den Centralkörperchen? Was sind die sogenannten Nebenkerne? Ich bin mit Nussbaum, Brandes u. a. der Ansicht, daß wir auch den protoplasmatischen Teilen des Spermiums, welches, wie soeben noch hervorgehoben wurde, eine zwar für besondere Zwecke adaptierte Zelle, immer aber eine Zelle mit allen ihren Bestandteilen darstellt, eine genetische Funktion beilegen müssen. Wenn ich dabei den Ausdruck von Brandes, daß eine Eizelle nur eine „winzige“ Menge von Protoplasma enthalte, als für zu weit gehend erachte, so ist es doch unstreitig wichtig, einmal darauf aufmerksam gemacht zu sehen, daß ein so großes Mißverhältnis zwischen dem Protoplasma der Eizellen und dem der Spermien, wie man es gewöhnlich annimmt, gar nicht besteht, und daß sehr wahrscheinlich das Protoplasma ebenso wie der Kernstoff der Spermien in einer Art konzentrierten Zustandes sich befindet. Daß die Perforatoriumsvorrichtungen, die Fäden und Fibrillen, die radiären Fortsätze bei den Dekapoden, die Wellen- und Zwischenmembranen mechanisch wirksame Teile sind, ist klar; nichtsdestoweniger können sie, da sie sich im Inneren des Eies, soweit sie eindringen, auflösen, doch noch anderweitig wirksam sein.

Es stehen uns drei Mittel zur Verfügung, um die Bedeutung der einzelnen Teile eines Spermiums zu erkennen: die färberische Reaktion, die genaue Verfolgung der Spermiogenese und das Verhalten der Spermien nach dem Eintritte in das Ei. Die färberische Reaktion darf nicht zu hoch bewertet werden, wie ich Brandes gegenüber bemerken möchte; Auerbach's (612) kyanophiler und erythrophiler Färbung für männliche und weibliche Geschlechtszellen kann man die Tragweite, welche ihr Autor ihr beigemessen hat, nicht zugestehen. Der zweite und dritte Weg sind sicherer und versprechen mehr Erfolg, sind aber sehr schwierig zu beschreiten, und es fehlen uns auch für den dritten Weg, für den insbesondere E. van Beneden, Kostanecki und R. Fick (s. Kap. „Befruchtung“) Musteruntersuchungen geliefert haben, trotz allen diesen, noch die notwendigen feineren Methoden, welche uns über den Verbleib und die Wirksamkeit jedes einzelnen Spermiumteiles in der Eizelle Aufschluß geben könnten. Hier liegt ein zur Zeit noch unübersehbares, aber hoch lohnendes Arbeitsfeld vor.

Man kann versucht sein, an jedem Spermium ein Karyomer, Centromer und Cytomer zu unterscheiden, wobei ich unter Cytomer den protoplasmatischen Anteil verstanden wissen möchte. Der Kopf würde dann im wesentlichen dem Karyomer, der Hals als wesentliches Centrosomenstück, dem Centromer, der Rest dem Cytomer entsprechen.

Diese Einteilung hat aber insofern wenig Wert, als cytoplasmatische Teile über das ganze Spermium sich erstrecken können und Centrosomenteile auch im Verbindungsstücke sich finden. Wir müssen daher vorläufig auf eine Einteilung der Spermien auf Grund ihrer wesentlich wirksamen Teile verzichten und uns mit einer weniger wertvollen begnügen, die sich fürs erste nur an die äußeren Formen hält, wie ich es (p. 150/151) versucht habe. Hoffentlich kann bald etwas mehr Befriedigendes geboten werden!

ε. Physiologische Bemerkungen.

Der bisherigen fast rein anatomischen Darstellung haben sich einige physiologische Auseinandersetzungen anzuschließen. Wir betrachten: 1) die Leistungen der fertigen Spermien selbst, insbesondere deren Bewegungserscheinungen, 2) die wichtigsten bei der tierischen und menschlichen Samenbildung im ganzen zu verzeichnenden physiologischen Geschehnisse. Hierbei kommt auch die Bedeutung der übrigen Bestandteile des Sperma (Prostatasekret u. s. w.) und die normale Entleerung des Sperma, die Ejakulation, zur Sprache.

Jede Spermie hat, wie bereits wiederholt hervorgehoben ist, die Hauptaufgabe, bei der Entstehung eines neuen Individuums auf dem Wege bisexueller Fortpflanzung den männlichen Anteil zu liefern. Wir nannten schon diejenigen Teile eines Spermiums, welche insbesondere hierzu bestimmt sind, die genetischen. Daneben besitzt aber, wie wir sahen, jede Spermie rein mechanische Vorrichtungen, welche sie zum Aufsuchen des weiblichen Fortpflanzungskörpers, des Eies, und zum Eindringen in dasselbe befähigen.

Vorhin, bei der Besprechung einer rationellen Einteilung der Spermien, wurde schon auf die großen Lücken hingewiesen, welche in der Deutung der einzelnen Teile noch bestehen. Nach den Untersuchungen von Boveri und O. und R. Hertwig spricht alles dafür, daß wir in dem Chromatinanteile des Spermiumkopfes sicher den männlichen Vererbungsträger zu suchen haben. Boveri erblickt aber auch in dem Centrosom der Spermien einen wichtigen Bestandteil, von dem es freilich schwer zu sagen ist, ob wir ihn zu den genetisch oder mechanisch wirksamen rechnen müssen. Boveri's, wie mir scheint, durch die beobachteten Thatsachen wohl begründeter Lehre zufolge (622b und 622d) fehlt der befruchtungsreifen Eizelle allermeist das Centrosom; dieses soll ihr durch die Spermie wieder zugeführt werden. Soweit wir wissen, spielt aber das Centrosom bei den Zellteilungsvorgängen eine wichtige Rolle, die wir allerdings noch nicht genauer zu bestimmen vermögen. Es steht jedoch nichts im Wege, anzunehmen, daß durch das Centrosom der mit Dotter beladenen trägen Eizelle der Anreiz zur Furchung, welche ja die regelmäßige Folge der Kopulation von Ei und Spermium ist, gegeben wird. Wir kommen nach der Besprechung der Eizelle auf diesen Punkt zurück; vergl. auch das Kapitel „Befruchtung". — Die etwaige genetische Bedeutung der protoplasmatischen Bestandteile ist vorhin bereits so weit, als es in diesem Kapitel nötig erscheint, berührt worden.

Die mechanischen Funktionen der Spermien gliedern sich im wesentlichen in zwei verschiedene Leistungen: den Perforatorien kommt die Aufgabe zu, diejenigen Eizellen, welche ohne vor-

gebildete Eintrittskanäle (Mikropylen) sind, zu eröffnen, um den Spermien den Weg in das Innere frei zu machen (vgl. p. 105). In dem Achsenfaden, bezw. dem Randfaden und der undulierenden Membran haben wir jedenfalls einen Teil des kinetischen Apparates der Spermien zu erblicken, wahrscheinlich auch (s. p. 91) in dem hinteren Centrosom und in dem Spiralfaden des Verbindungsstückes. Es ist noch nicht ausgemacht, in welcher Weise diese Teile kinetisch wirksam sind, welcher von ihnen der reizempfängliche Teil ist, welcher der aktiv bewegende? Ferner ist zu erwägen, ob wir bei den Spermien, außer einem aktiven Motor, nicht noch einen passiven Motor, der wie eine Treibstange für den Kopf und das Perforatorium wirkt, zu unterscheiden haben? Dies könnte sehr gut eine Aufgabe der Cauda spermii sein. Benda (38 und 39a) ist geneigt, dem Centrosom — und ich meine, daß hierbei dann das hintere Centrosom in Frage komme, während das vordere dasjenige ist, welches wir vorhin nach Boveri als für den Furchungsvorgang wirksam bezeichneten — vorzugsweise die Reizempfänglichkeit zuzuweisen, den Spiralfaden als den aktiven, den Achsenfaden als den passiven Motor anzusehen. Ballowitz tritt entschieden für die von ihm und Jensen nachgewiesenen Fibrillen als aktiven Motor ein (8). Es würden damit der aktive und passive Motor im wesentlichen zusammenfallen.

Wir müssen in dieser Beziehung daran erinnern, daß bei den Amphibien mit undulierenden Membranen und Randfaden letzterer die fibrilläre Struktur zeigt und daß auch Fibrillen in der genannten Membran auftreten. Für Benda spricht das von ihm aufgedeckte Verhalten der Mitochondria (38, 39a), die, seinen Befunden zufolge, sowohl bei der Bildung der Spiralhülle, wie auch bei der der Wimperwurzeln und der sarcous elements der gestreiften Muskelfasern beteiligt sind. Ich bin geneigt, mich auf Benda's Seite zu stellen. Die vielfach angestellten Versuche mit abgeschnittenen Geißeln, die sich selbständig weiter bewegten, sind, meines Erachtens, noch nicht in beweiskräftiger Weise durchgeführt worden, da man nicht bestimmt sagen kann, ob das Verbindungsstück vollständig von dem beweglich gebliebenen Geißelreste abgetrennt worden war.

Ueber die Form der Spermienbewegung haben v. Brunn, Eimer (ll. cc. Minot) und insbesondere Ballowitz Studien gemacht. Die Vergleichung mit der Bewegung der Flimmerhaare hat durch Benda's Befunde sehr an Boden gewonnen. v. Brunn läßt die Bewegung der Geißel nur in einer Ebene erfolgen, Eimer bei manchen Spermienarten in einem doppelten Kegelmantel. Im ersteren Falle würde die Bahn eines sich bewegenden Spermiums eine Wellenlinie, im zweiten eine Spirale darstellen. Sind Membranen vorhanden, so sieht man diese lebhafte undulierende Bewegungen ausführen (Urodelen, Insekten), wodurch dem ganzen Gebilde eine rasche geradlinige Vorwärtsbewegung erteilt wird. Aehnlich bewegen sich diejenigen Vogelspermien, die mit einem Spiralsaume versehen sind. Die Form des Kopfes muß übrigens auch auf die Form der Bewegung von Einfluß sein, z. B. die Schraubenform, wie sie bei Fringilla und Raja besteht; solche Spermien müssen bei der Vorwärtsbewegung um ihre Längsachse rotieren.

Bei den Kugelspermien (Myriopoden, Dekapoden, Nematoden) sind Einziehen und Ausstrecken der Fortsätze sowie amöboide Bewegungen beobachtet worden (A. Schneider 705a, O. Zacharias (265b) u. a.). Diese Bewegungen sind aber nur wenig ausgiebig. Sie scheinen

indessen nach einigen Beobachtungen (CANO 67a) bei Dromiden im Innern der weiblichen Genitalien sich zu größerer Lebhaftigkeit zu steigern.

Die Ursachen der Bewegung der Spermien sind in letzter Instanz wohl automatische, die in Wirksamkeit treten, sobald die Spermien völlig ausgebildet sind und in einem geeigneten Medium sich befinden. Leichte Alkaleszenz des letzteren ist der Bewegung günstig, doch hält sie auch bei geringen Säuregraden lange an. Schon HENLE (Allgemeine Anatomie) empfiehlt die Untersuchung der Spermien in adäquaten Flüssigkeiten (Speichel, Serum, Eiweißlösungen). KÖLLIKER (129) verdanken wir eine eingehende methodische Untersuchung über diese Dinge.

Interesse bieten vor allem die Versuche, welche sich auf die Ursachen des Eintrittes der Spermien in die Eier, das Aufsuchen der letzteren, das Eindringen mehrerer Spermien in ein einziges Ei (Polyspermie) — in der Regel dringt nur ein Spermium in ein Ei ein, und nur ein Spermium genügt stets der Befruchtung — und Aehnliches beziehen. Doch werden diese Dinge am besten erst nach Darstellung der Lehre vom Ei besprochen.

Die Dauer der normalen Beweglichkeit der Spermien ist bei denjenigen Geschöpfen, deren Eier außerhalb des mütterlichen Organismus befruchtet werden (z. B. im Wasser), wie bei Fischen und vielen Wasserevertebraten, meist kurz.

Bei der Forelle erhält sich die normale lebhafte Bewegung im Wasser nur 30 Sekunden, HENNEGUY (110a). GEMMILL (644) fand für Echinidenspermien 3 Stunden bis 72 Stunden und darüber. Je geringer die Wassermenge im Verhältnis zum Sperma war, desto länger hielt die normale Beweglichkeit an; auch dauerte sie länger, wenn die Spermien zur Brunstzeit den Tieren entnommen waren, als später, wenn letztere erschöpft waren. Auch HENNEGUY stellte fest, daß unverdünntes Sperma von Forellen, die sogenannte „Milch“ dieser Tiere, mehrere Tage lang aufbewahrt werden kann, ohne daß die Bewegungsfähigkeit aufhört. In der unverdünnten Samenmilch bewegen sich allerdings die Spermien nicht, auch wenn die Milch ganz frisch den Tieren entnommen wird; die Bewegung trat aber sofort ein bei hinreichender Verdünnung mit Wasser, hielt jedoch in jedem Falle nur die eben genannte kurze Zeit von einer halben Minute an. Die in die Eier eingedrungenen Spermien des Härings wurden noch mehrere Stunden innerhalb der Eier beweglich gefunden (KUPFFER, Litt.-Uebersicht, Bd. I. p. 77. 1878).

Ganz anders steht es bei der inneren Befruchtung. Schon LEEUWENHOECK, später PRÉVOST und DUMAS und TH. W. BISCHOFF (l. c. Litt.-Uebersicht. Bd. I. p. 72; 1845. S. 73, 1677 und 1824) fanden in den inneren weiblichen Geschlechtswegen von Hündinnen und Kaninchen noch 8 Tage nach der Begattung sich bewegende Spermien. Auch wenn letztere sich nicht mehr bewegen, erhalten sie sich noch lange Zeit in ihrer Form; so sah BONNET (614a) $17^1/_2$ Tage nach der Begattung auf der Oberfläche einer von ihm untersuchten Hundekeimblase noch wohl erhaltene Spermien. Im Eileiter der Hühner bleiben die Spermien mindestens 24 Tage bewegungs- und befruchtungsfähig (BARFURTH, 280b).

Bei Fledermäusen findet die Begattung im Herbst statt, die Spermien treten zu den Eiern erst im nächsten Frühjahr; sie erhalten sich also

ein halbes Jahr lang im Uterus der Weibchen in voller Integrität, wenn auch einige Veränderungen an ihnen sichtbar werden, s. p. 155 [1]). (Vgl. darüber Ballowitz, 7 u. 9a.) Bei der besamten Bienenkönigin erhalten sich die Spermien in deren Samentasche bis zu 4—5 Jahren beweglich und befruchtungsfähig, bei verschiedenen anderen Insekten bis zu einem halben Jahre im Inneren der Weibchen. (C. Th. v. Siebold: „Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen wirbelloser Tiere". 3 u. 4. Müller's Archiv. 1837. p. 381. — „Lange Lebensdauer der Spermatozoen in Vespa." Wiegmann's Archiv. 1839. Bd. IV. p. 107. — „Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen." Leipzig 1856.) Wie lange dies beim Menschen der Fall zu sein pflegt, wissen wir nicht auf Tag und Stunde, doch dürfte eine Frist von 8—10 Tagen als nicht zu lang angenommen erscheinen. Festgestellt ist — man vgl. die Angaben bei F. Strassmann, Lehrbuch der gerichtlichen Medizin. 1895. p. 61 — daß man in männlichen Leichen noch am 3. Tage nach dem Eintritte des Todes sich bewegende Spermien gefunden hat. Herr P. Strassmann, Privatdocent der Gynäkologie an der Berliner Universität, machte mich darauf aufmerksam, daß keine der bekannten hierher gehörigen Thatsachen gegen die Annahme spricht, es könne sich das in der Tube und im Uterus befindliche Sperma eine Woche lang befruchtungsfähig erhalten. Aus der mir von P. Strassmann mitgeteilten Litteratur erwähne ich: Bossi, Étude clinique et expérimentale de l'époque la plus favorable à la fécondation de la femme et de la vitalité des spermatozoides séjournant dans le nidus seminis, Rivista di ostetr. e ginecol. 1891. No. 10, und Nouv. Arch. d'obstétr. et de gynécol. Avril 1891; ferner Dührssen, Sitzungsb. der Gesellsch. f. Geburtsh. und Gynäkologie in Berlin vom 19. Mai 1893, und Zweifel, Lehrbuch der Geburtshülfe. 3. Aufl. 1902. Bossi, dessen Angaben nicht allseitig anerkannt sind, will noch 12—17 Tage nach der letzten Kohabitation lebende Spermien in der Scheide und 5—$7^1/_2$ Tage im Canalis cervicis uteri gefunden haben. Dührssen konstatierte bei der Operation einer Pyosalpinx lebende Spermien in der (linken) weniger erkrankten Tube einer Patientin, welche seit 9 Tagen in der Klinik sich befand und den letzten Beischlaf $3^1/_2$ Wochen zurückdatierte. Zweifel teilt einen Befund von Birch-Hirschfeld mit, welcher nicht sowohl wegen der Lebensdauer der Spermien von Interesse ist, als betreffs der Schnelligkeit der Wanderung derselben auch in der Leiche des Weibes: es wurden 16 Stunden nach dem Tode bei einer Puella publica, welche während der Kohabitation verstorben war, lebende Spermien in den Eileitern gefunden. Es bleibt hier allerdings der Zweifel bestehen, ob die betreffenden Spermien gerade von der letzten Kohabitation herstammten. Uebrigens gelangen, nach den Beobachtungen bei Kühen von Frank und bei Ka-

1) Bezüglich dieser Veränderungen erwähne ich noch der merkwürdigen Ergebnisse einer bereits 1889 angestellten Untersuchung von Rossi (M. 2637) bei Mäusen. Bei diesen Tieren wird schon in den ersten Tagen die größte Menge der in den Uterus ejakulierten Spermien dortselbst wieder durch Phagocytose vernichtet. Die phagocytischen Lymphzellen wandern aus der Uteruswand in die Spermienmasse ein, nehmen die Spermien auf und verdauen sie binnen kurzer Frist. Es dürfte dies wohl die erste Beobachtung der Aufnahme von Spermien in Phagocyten sein. Vorhin, p. 157, ist bereits der gleichen Beobachtungen von Plato gedacht worden. Die Angaben Rossi's stimmen mit denen von Sobotta (556) insofern überein, als Letzterer die größte Menge der Spermien im Uterus schon 24—36 Stunden post coitum wieder geschwunden fand; nur sehr wenige gelangen ihm zufolge bis in den Eileiter. Von phagocytischem Zugrundegehen der Spermien erwähnt Sobotta nichts.

ninchen von HENSEN zu schließen, die Spermien schon etwa 2 Stunden nach der Begattung am Eierstocke an; wahrscheinlich also, wie ich meine, auch beim Menschen — P. STRASSMANN (241a). — Für weitere Litteraturangaben wolle man die ausgezeichnete Arbeit SOBOTTA's (556) vergleichen. — Endlich mache ich noch auf AHLFELD's Mitteilung: „Die neueren Anschauungen über den Zusammenhang von Menstruation, Ovulation und Befruchtung, und die praktischen Konsequenzen derselben", Deutsche mediz. Wochenschr. 1880, aufmerksam; AHLFELD vermochte bei Körpertemperatur im Brütschranke Spermien über 8 Tage lebend zu erhalten. In der wohlbekannten, 1840 erschienenen Arbeit von HAUSMANN (M. 1974) wird bereits von einer 7-tägigen Lebensdauer der Spermien innerhalb der weiblichen Scheide gesprochen.

Ob die Befruchtungsfähigkeit der Spermien ebensolange anhält wie ihre Bewegungsfähigkeit, ist noch fraglich. VERNON (713a) stellte für Echinideneier sowohl wie für Echinidenspermien fest, daß die Befruchtungsfähigkeit erheblich abnimmt, wenn sie längere Zeit in dem sonst für sie adäquaten Seewasser aufbewahrt werden, ehe sie zur Befruchtung kommen. Mit denselben Fragen beschäftigt sich auch GEMMILL bei denselben Objecten (644). — Man darf im allgemeinen wohl annehmen, daß die Befruchtungsfähigkeit so lange besteht, als die Bewegungsfähigkeit ungeschwächt erhalten bleibt. Wie vorhin schon bemerkt, spricht nach P. STRASSMANN keine bisher bekannt gewordene Thatsache dagegen, daß die menschlichen Spermien eine Woche lang im Innern der weiblichen Genitalien befruchtungsfähig bleiben.

Gewissen Reagentien gegenüber, welche Zellen und manche Protozoen in einer bestimmten Konzentration schnell abtöten, zeigten sich nach HENNEGUY's Versuchen (110a) die Forellenspermien sehr widerstandsfähig. So blieben sie in 5—10-proz. Alkohol (100 Wasser, 5—10 Alkohol) und in gleichen Mischungen von Aether und Chloroform in demselben Grade befruchtungsfähig wie in reinem Flußwasser. Langsames Gefrierenlassen tötet die Spermien nicht, und sie ertragen bis zu 50° Wärme. Mancherlei interessante Angaben über diese Dinge bringen uns bereits SPALLANZANI, NEWPORT, PRÉVOST und DUMAS u. a. (S. No. 255, 255a u. 669.)

Schon HENLE (Allgem. Anat. p. 954) hat die Geschwindigkeit und Kraft der Spermienbewegung untersucht; in $7^1/_2$ Minuten legen sie etwa 1 Zoll = 27 mm Wegstrecke zurück; das wäre für menschliche Spermien, ihre Länge zu 50 μ angenommen, das 550-fache (rund) dieser Länge. Ein Mensch von 160 cm Körperlänge müßte, um dieselbe Geschwindigkeit relativ zu seiner Körperlänge zu erreichen, 1 km in 9 Minuten zurücklegen, also im Geschwindschritt marschieren. Die vorhin mitgeteilten Angaben von FRANK und HENSEN setzen eine gleiche Geschwindigkeit voraus. Bei ihren Bewegungen schoben nach HENLE's Beobachtung die Spermien Körper zur Seite, welche das Zehnfache ihrer Größe hatten. Ueber die verschiedenen Einflüsse, welche die Bewegung der Spermien gegen das Ei hin und den Eintritt in dasselbe anfachen und beherrschen, soll später beim Abschnitt „Ei" gehandelt werden.

Bewegungserscheinungen verschiedenster Art werden auch während der Spermiogenese beobachtet. Eine der wichtigsten ist die von BENDA als „Kopulation", von mir als „Symphorese"[1]) bezeich-

1) Da BENDA selbst den von ihm nach einem Vorschlage von G. FRITSCH eingeführten Namen „Kopulation" für das Verhältnis der Spermatiden und Spermien

nete Verbindung der Präspermatiden, Spermatiden und Spermien mit den Sertoli'schen Zellen. Ich verweise darüber auf das p. 166, 171 und 179 ff., Fig. 44 Gesagte und Abgebildete. Als wirksame Momente für die Herbeiführung der Symphorese werden cytotaktische und trophotaktische Einflüsse genannt (Ivar Broman [61a], Roux, Grobben, Benda). Auf Cytotaxis führt Roux auch die Doppelspermien der Dyticiden zurück. Für J. Broman bleibt es zweifelhaft, ob man dies auch zur Erklärung der Doppelspermien von Didelphys anführen könne [1]).

Was die Bewegungserscheinungen bei der Spermiohistogenese anlangt, so führt Broman die Wanderung der Centralkörper und der Idiozome auf karyotaktische Einflüsse zurück; diese Körper suchen z. B. bei der Bildung von Riesenspermatiden mit mehreren Kernen die größeren Kerne auf, wandern dagegen an degenerierenden Kernen vorbei. — Broman führt hier auch die hakenförmigen Umbiegungen der stabförmigen Centralkörper an, sowie die bei Meerschweinchen und Ratten von Meves gemachte Beobachtung, daß vom Kerne aus ein kleiner Stift dem Centralkörper entgegenwächst, was Broman bei Rana fusca bestätigen konnte.

In den Hodenkanälchen selber nimmt man kaum Bewegungen an den Spermien wahr; lebhafter bewegen sich schon die aus den Nebenhodenkanälchen und aus dem Ductus deferens entnommenen Spermien; volle Beweglichkeit erlangen die letzteren aber erst nach Zutritt des Sekretes der Samenblasen und insbesondere des Succus prostaticus. Die Zumischung dieser beiden Flüssigkeiten ist es wenigstens, was in der Norm die lebhafte und andauernde Bewegung der Spermien zunächst zu Wege bringt und unterhält. Hierüber sind insbesondere die Untersuchungen Fürbringer's (89a) und Steinach's (239) zu vergleichen.

---

zu den Sertoli'schen Zellen als nicht ganz geeignet erklärt, so gestatte ich mir, die Bezeichnung „Symphorese“ dafür vorzuschlagen. Das Wort Συμφόρησις = Zusammentragen, Aufhäufen, dürfte, da es nur der Thatsache des Zusammenliegens Ausdruck giebt und höchstens noch eine Andeutung auf die Gruppierung enthält, wohl als passend erscheinen.

1) In der citierten Arbeit von J. Broman (61a) findet man die weitere Litteratur und eine gute Uebersicht der insbesondere von den Botanikern, ferner von Roux, Verworn, Driesch, J. Loeb u. a. eingeführten und ausgebauten Begriffe „Taxis“ und „Tropismus“. Beides sind Vorgänge und Erscheinungen, welche durch von außen kommende Anreize, Richtungsreize, an lebenden Dingen (Protoplasma, Kernen, Kernkörperchen, Zellen, Tieren, Pflanzen) hervorgerufen und bestimmt werden; sie werden als „paratonische“ Vorgänge den „spontanen“ oder „autonomen“ gegenüber gestellt, die auf innere, den betreffenden lebenden Dingen inhärierende Ursachen zurückzuführen sind. Unter „Taxis“ wird eine paratonische Bewegung, unter „Tropismus“ eine ebensolche Wachstumsrichtung verstanden. Die, soweit bis jetzt angenommen wird, bei der Bildung der Spermien und ihrer Bewegung in Frage kommenden Taxis- und Tropismenformen sind: die Cytotaxis und die Karyotaxis, ein von einer Zelle bezw. einem Kerne ausgehender auf andere Zellen oder Kerne wirkender Bewegungsimpuls (Cytotropismus Roux), die Trophotaxis = Einfluß von Nährmaterial und von Nährströmungen, die Thigmotaxis = Einfluß des Kontaktes, insbesondere von Oberflächen, die Rheotaxis = Einfluß von Flüssigkeitsströmungen, und die Chemotaxis = der die Richtung einer Bewegung bestimmenden chemischen Stoffwirkung. Ist die Bewegung oder das Wachstum zur Reizquelle hin gerichtet, so wird das als positive Taxis bezw. positiver Tropismus bezeichnet, umgekehrt als negative Taxis, negativer Tropismus. — Es ist gewiß nützlich, diese Begriffe aufzustellen und weiter auf ihre Berechtigung zu prüfen; nur ist nicht zu vergessen, daß wir damit der Erkenntnis des Wesens aller dieser Erscheinungen nicht viel näher gekommen sind.

Auf die längere Unterhaltung der Bewegung wird hier wohl das größere Gewicht zu legen sein; wenigstens lieferten Ratten, denen STEINACH Samenblasen und Prostata exstirpiert hatte, Spermien, die sich bei der Entnahme noch gut beweglich zeigten. Uebrigens wirkt jede Flüssigkeit vom Charakter der physiologischen Kochsalzlösung, namentlich bei Körpertemperatur, günstig ein; auch der Harn des betreffenden Geschöpfes ist hierher zu zählen. Besonders beweisend, daß die Sekrete der Prostata und der Samenblasen es nicht allein sind, welche für längere Zeit die Beweglichkeit der Spermien unterhalten, sind die schon wiederholt mitgeteilten Fälle von lebhaft sich bewegenden Spermien in dem flüssigen Inhalte von Spermatocelen. Es mag dazu noch hervorgehoben sein, daß VERTUN (251) in einem neuerdings von ihm beobachteten Falle weder Spermin, noch Cholin, noch die POSNER'sche Hemialbumose nachweisen konnte.

Zwischen dem Sekrete der Samenblasen und dem der Prostata besteht der Unterschied, daß das erstere in Wasser schwimmende troddelförmige Tropfen (gouttes flottantes) bildet, während der Succus prostaticus sich leicht darin verteilt (SCHLAGINTWEIT 230b). Schon p. 96/97 wurde hervorgehoben, daß sich die Spermien im Samenblaseninhalte lebhaft bewegen. Ich füge dem hinzu, daß ich mich nicht entschließen kann, auch nach Kenntnisnahme der gründlichen Arbeit von FELIX (80), noch besondere Drüsen in den Samenblasen anzunehmen. FELIX beschreibt in der Pars ampullaris ductus deferentis und in den Samenblasen, besondere größere blasige Buchten, deren mehrere untereinander in Verbindung stehen und gemeinsam mit einem Ausführungsgange in den Hauptraum der Vesicula seminalis münden; auch von tubulösen Formen der Art spricht FELIX. Ob man nun solche Bildungen, die im feineren Baue ihres Epithels ganz mit dem Hauptraume und dessen zahlreichen kleineren, mehr offenen Buchten übereinstimmen, als „Drüsen“ bezeichnen will, das ist lediglich Ansichtssache. Ich meine, daß man von Drüsen bei einem Organe, wie es die Samenblasen sind, nur sprechen sollte, wenn man Bildungen trifft, die in ihrem Bau etwas Besonderes, direkt auf Erzeugung eines eigenartigen Sekretes deutendes aufweisen. So, meine ich, sind weder die HENLE'schen Buchten der Conjunctiva, noch die LIEBERKÜHN'schen Schläuche des Darmes, noch die von FELIX beschriebenen Buchten der Vesiculae seminales als Drüsen aufzufassen.

Das Samenblasensekret wie die spärliche Hoden- und Nebenhodenflüssigkeit ist leicht alkalisch. Wie schon erwähnt, fand P. FÜRBRINGER das Sekret der gesunden Prostata fast stets sauer. Bei Prostatitis, s. insbesondere LOHNSTEIN (149), zeigt sich nicht selten neutrale oder selbst alkalische Reaktion; in etwa $^1/_3$ der Fälle ergab sich bei Prostatitis Nekrospermie, in der großen Mehrzahl der Fälle blieb die Beweglichkeit der Spermien erhalten, ob auch ihre Befruchtungsfähigkeit? das ist eine andere Frage. Bewegungsunfähige Spermien können aller Wahrscheinlichkeit nach nicht mehr befruchtend wirken, selbst wenn es gelänge, sie in ein befruchtungsfähiges Ei einzuführen; auf der anderen Seite darf aber nicht gefolgert werden, daß noch so lebhaft sich bewegende Spermien, auch wenn sie in ganz regelrechter Weise in ein normales reifes Ei eindringen, allemal auch befruchtungsfähig seien.

Sicher aber ist — man wolle insbesondere die wertvollen Untersuchungen von P. FÜRBRINGER (89a), STEINACH (239) und G. WALKER (257 und 257a) vergleichen — daß das normale Samenblasen- und Pro-

statasekret einen wesentlichen Einfluß auf die Befruchtungsfähigkeit der Spermien hat. Bei Ratten fand Steinach, daß Exstirpation der Samenblasen eine Verminderung, Exstirpation der Samenblasen und der Prostata aber einen Verlust der Befruchtungsfähigkeit zur Folge hatte, während die Libido, die Potentia coeundi und die Produktion normal erscheinender Spermien unvermindert erhalten blieben. Nach Walker hebt auch die Exstirpation der Prostata allein die Befruchtungsfähigkeit auf.

Nicht geringes Interesse bieten auch die Experimente Metschnikow's und Moxter's (179). Letzterer bestätigte zunächst die Angaben von Rossi (M. 2631) und Plato, daß die Spermien von Leukocyten aufgezehrt werden, und zwar, indem er Spermien in die Bauchhöhle von Kaninchen brachte. Wurden ferner Spermien eines anderen Tieres (Moxter nahm Spermien von Schafböcken) in die Bauchhöhle von Kaninchen eingebracht, so erlangte das Blutserum dieses Kaninchens eine spermiocide und agglutinierende Eigenschaft frischen lebenden Schafbockspermien gegenüber; es bildet sich also eine Art Immunserum.

Die Bildung befruchtungsfähiger Samenfäden beim Menschen beginnt bekanntlich mit Eintritt der Pubertät; der Veränderungen, welche dabei der Inhalt der Hodenkanälchen erfährt, wurde bereits früher gedacht (p. 165 ff.); hier sei noch nachgetragen, daß mit Beginn der Pubertät in der Wand der Kanälchen ein dichtes Netzwerk elastischer Fasern auftritt, während vorher solche Fasern fast gänzlich fehlen (Benda, 39). Leprince (144) stellte am Pariser Leichenmateriale fest, daß für Paris $13^1/_2$ Jahr der früheste Pubertäts-Termin sei. Das stimmt auch mit den Beobachtungen von Cordes (71) am Berliner Leichenmateriale. Fälle von früherer Geschlechtsreife mit Bereitung befruchtungsfähiger Spermien sind indessen genugsam bekannt. Eine Altersgrenze nach oben für die Spermiogenese mit Bildung befruchtungsfähiger Spermien scheint es, solange der allgemeine Gesundheitszustand ein guter ist und die Körperkraft sonst erhalten bleibt, also keine Altersschwäche eintritt, nicht zu geben. Dafür giebt es nicht anzuzweifelnde Belege genug. So fand u. a. Cordes (71) bei einem 92-jährigen Greise noch zahlreiche normale Spermien. Eine Abnahme der Massenproduktion der Spermien tritt aber auch bei gesunden, lebenskräftigen Greisen wohl immer ein.

Außer ungünstigen Ernährungs- und Schwächezuständen wirken einer normalen Samenbildung entgegen abnorme Lagerung des Hoden und Behinderung der Entleerung der Spermien, wie durch Unterbindung oder Evulsion des Ductus deferens oder Obliteration der Nebenhodenkanäle. S. Näheres hierüber bei Griffith (96—100) und Ribbert (224b), nach welchem bei Obliteration des Ausführungsganges ein völliges Versiegen der Spermienproduktion jedoch erst nach Monaten, selbst erst nach Jahren, eintritt.

Eine regelmäßige, ohne Ueberreizung ausgeübte Geschlechtsthätigkeit wirkt günstig, während ein Uebermaß, sonstige Ueberanstrengung, schlechte Ernährung und ungünstige Lebensverhältnisse im allgemeinen, sowie Geschlechtskrankheiten die Spermienproduktion schnell herabsetzen, ja gänzlich aufheben; die letztere steht eben in innigem physiologischen Konnex mit dem Gesamtverhalten des Organismus; wie und wodurch? ist im Näheren noch nicht bekannt.

Die Produktion und das Vorhandensein reichlicher normaler Spermien in den männlichen Geschlechtsorganen regt reflektorisch die Libido sexualis an; auch hier sind die Wege noch nicht bekannt. Beim Menschen scheint starke Füllung der Samenblasen und Druck auf letztere seitens der gefüllten Harnblase oder des Rectum gleichfalls stimulierend zu wirken. Indessen hängen von der Spermienproduktion die Libido und die Potentia nicht allein ab, wie weitere Versuche STEINACH's bei Ratten zeigten. Kastrierte er Ratten vor Eintritt der Pubertät, so zeigte sich zur Zeit, wann letztere hätte eintreten müssen, starke Libido, aber verminderte Potenz. Später freilich nahm auch die Libido ab, ebenso wie bei Individuen, welche nach dem Eintritte der Pubertät kastriert worden waren. Bei Menschen hat man dieselben Erfahrungen gemacht. Es muß also im Centralnervensystem eine Geschlechtssinnanlage vorhanden sein, die sich zunächst unabhängig entwickelt. Bei den vor der Pubertät Kastrierten bleiben die accessorischen Geschlechtsdrüsen rudimentär.

Die normale Entleerung des Sperma erfolgt durch einen höchst komplizierten Reflexakt, die Ejakulation. Es scheint mir sicher, daß mit einer Ejakulation nicht derjenige Teil der Spermien herausbefördert wird, der noch im Hoden oder Nebenhoden sich befand, sondern der, welcher vorher schon und während der geschlechtlichen Erregung bis zu den accessorischen Drüsen, Samenblasen und der Pars prostatica urethrae durch die Peristaltik der muskulösen Nebenhodengänge und des Ductus deferens heraufbefördert worden war. In dieser Beziehung scheint mir die p. 96/97 erwähnte Beobachtung von H. KAYSER wichtig.

Bei denjenigen Vertebraten, welche eine Nachniere (Metanephros) entwickeln, wie bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren, gelangen die Spermien durch einen besonderen Ausführungsgang, den Ductus deferens in die Harnröhre, bezw. Kloake (Reptilien, Vögel); dieser Gang ist aber der ursprüngliche Ausführungsgang der Urniere (Mesonephros). Da, wo die Urniere erhalten bleibt, gelangen die Spermien vom Hoden in die Harnkanalkapseln (MÜLLER'schen Kapseln) der Urniere und werden durch die Harnkanälchen in den gemeinsamen Harnsamengang — WOLFF'schen Gang — geleitet: Ganoiden, Amphibien (zum größten Teile), (NUSSBAUM 185c und d), FRANKL (86). Die Mehrzahl der Selachier schließt sich an die Reptilien und Vögel an; kurz vor der Mündung in die Kloake fließen jedoch Harnleiter (Ureter) und Samengang (Ductus deferens) zu einem gemeinsamen Harnsamengange zusammen. Die Knochenfische zeigen meist eine ähnliche Einrichtung. Bei den Cyclostomen wird das Sperma in das Cölom entleert und durch die Pori abdominales nach außen befördert. Eine Sonderstellung, die an Einrichtungen bei den Würmern erinnert, nimmt Amphioxus ein.

Während der gewöhnliche Weg zur Einführung des Sperma in die weiblichen Geschlechtsteile bei Säugetieren und beim Menschen die Scheide ist, wo die Spermien auch deponiert werden, kommt es bei anderen, wie z. B. beim Schafe, direkt zur Einführung in den Uterus (s. MARSHALL 158c). Der Penis des Schafbockes hat an seinem vorderen Ende einen von der Harnröhre durchbohrten wurmförmigen dünnen, jedoch erektionsfähigen Anhang, der bei der Begattung in den Uterus eindringt. Beachtenswert ist, daß, wenn den Böcken

dieser Anhang abgeschnitten wird, die Begattung meist erfolglos bleibt, obwohl eine Ejakulation in die Scheide stattfindet.

Berücksichtigen wir auch die übrige Lebewelt, so werden die Pollenkörner durch die Luft und vielfach durch Honig suchende Insekten übertragen, die beweglichen Fadenspermien der früher genannten Pflanzen meist durch das Wasser. So geschieht es auch bei den meisten der im Wasser lebenden Tiere. Eine erhebliche Anzahl der Wasserbewohner, wie viele Crustaceen, die Knorpelfische, Wasser-Reptilien, -Vögel und -Säugetiere, befruchten sich jedoch durch kopulative Begattung. Bei der Besamung im Wasser sammeln sich beiderlei Geschlechter meist in größeren Haufen an und ergießen ihre Geschlechtsprodukte, Eier und Spermien, gleichzeitig in das umgebende Medium. Hierher gehört auch wohl der Besamungsmodus der Anuren, wenngleich bei diesen eine Kopulation der Männchen und Weibchen stattfindet. In anderen Fällen — paravaginale Besamung — bringen die Männchen mit ihren Extremitäten die Spermien, welche in Paketen, den vorhin (p. 153) kurz besprochenen Spermatophoren, eingeschlossen sind, in die Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung, in welche dann die aus den Spermatophoren sich entleerenden Spermien eindringen, oder aber die Spermatophoren werden unmittelbar in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt. Sehr merkwürdig ist eine letzte Art der Einverleibung, die hypodermale. Fr. Müller fand zuerst (1844) bei Clepsine auf der Haut festsitzende Spermatophoren. Daß dies ein normaler Kopulationsweg sei, indem die Spermatophoren vom Männchen, die eine Art Stilet an ihrem Penis besitzen, bis unter das Integument eingeführt werden, dann die darin enthaltenden Spermien in die Leibeshöhle und die Ovarien bis zu den Eiern vordringen und diese befruchten, haben insbesondere Arn. Lang 1882 und 1884 bei Turbellarien, L. Plate 1885 bei Rotatorien und 1891 Whitman (257b) in hohem Grade wahrscheinlich gemacht. Brandes (55a) konstatierte bei Nephelis auch direkt das Eindringen der hypodermatisch injizierten Spermien in die Ovarialsäcke. Ferner meint er, daß die angeklebten Spermiophoren bei diesen Tieren im strengen Wortsinne nicht solche wären, sondern von den männlichen Individuen gebildete Röhren, durch welche die Spermien eingespritzt würden, also „Injektionskanülen“ für Spermien; er nennt sie deshalb auch eine Art „Pseudospermatophoren“. Brumpt (62e) hat dann bei Hirudineen durch hypodermatische Einspritzung von Sperma künstliche Befruchtung zu erzielen versucht, wobei es ihm gelang, die Spermien bis in die Eisäcke zu den Eiern vordringen zu sehen. Die sogenannte „künstliche Befruchtung“ durch Vermischung von Eiern und Sperma im Wasser und durch künstliche Einführung von Sperma in die Scheide auch bei höheren Tieren ist zur Erzielung reicher Brut in den Fischbrutanstalten und zu entwicklungsphysiologischen Experimenten seit Spallanzani's Zeiten unzählige Male mit Erfolg ausgeführt worden. Bekannt ist, daß sie Marion Sims auch beim Menschen zur Hebung gewisser Fälle von Sterilitas feminina versucht hat. Nach den mir von P. Strassmann zugestellten Litteraturangaben will Bossi, l. c. s., wiederholt hierbei Erfolg gehabt haben; weitere Litteratur s. bei Chrobak und Rosthorn: „Erkrankungen der weiblichen Geschlechtsorgane“, Wien, 1900. — Ueber die Besamung durch Spermatophoren, welche in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bei Wirbellosen vorkommt — bei den Wirbeltieren wohl nur bei einigen Urodelen — verweise ich auf die eingehende Darstellung bei Korschelt-Heider (666a), p. 426 ff.

Neuere Untersuchungen von BALLOWITZ (11a) und JVAR BROMAN (61d u. f) lehren uns das sehr häufige Vorkommen von allerhand atypischen Formen der Spermien (mehrschwänzigen und mehrköpfigen Spermien, Spermien mit abweichenden Kopfformen und mit winkligem, excentrischem Ansatz der Schwänze) bei Menschen und Säugetieren kennen. Wahrscheinlich sind auch solche Formen nicht ohne physiologische oder pathologische Bedeutung.

Zum Beschluß dieses kurzen physiologischen Kapitels sei noch der sehr bemerkenswerten Thatsache gedacht, daß Bastardmännchen, z. B. männliche Maultiere oder männliche Maulesel, männliche Bastarde von Kanarienvögeln und anderen Finkenarten, nur sehr selten befruchtungsfähige Spermien erzeugen, jedenfalls sich mit den gleichartigen Weibchen nicht fortpflanzen. Angaben darüber finden sich in BURDACH's und R. WAGNER's Handbüchern der Physiologie.

ζ) Geschichtliche Bemerkungen.

Bei einer ausführlichen Darstellung der Lehre vom Sperma dürfen auch einige geschichtliche Angaben nicht fehlen, und es mag entschuldigt werden, wenn ich zunächst die Geschichte der Entdeckung der Spermien, unzweifelhaft eine der wichtigsten Entdeckungen in der Biologie, genauer angebe. LEEUWENHOECK berichtet darüber zuerst in zwei Mitteilungen, abgedruckt im XIII. Jahrgange der Londoner Philosophical transactions, Vol. IV. No. 142, welche Nummer die Zeit vom Dezember 1677 bis Februar 1678 umfaßt. Am Schlusse der No. 142 steht: Printed John Martin 1679. Die Ueberschrift der ersten Mitteilung lautet:

Observationes D. ANTHONII LEUWENHOECK, de natis e semine genitali animalculis.

(Observatoris epistola Honoratiss. D. D. Vicecomiti BROUNCKER, Latine conscripta; Dat. Nov. 1677, quam ipsissimis huc transmissis verbis inserendam autor censuit.)

Die betreffende Stelle des hier von LEEUWENHOECK zum Abdruck eingesendeten Briefes sei mitgeteilt: „Postquam Exc. Dominus Professor CRANEN, me visitatione sua saepius honorarat, literis rogavit, Domino HAM cognato suo quasdam observationum mearum videndas darem. Hic Dominus HAM me secundo invisens, secum in laguncula vitrea semen viri, Gonorrhoea laborantis sponte destillatum, attulit, dicens, se post paucissimas temporis minutias (cum materia illa jam in tantum esset resoluta, ut fistulae vitreae immitti posset) animalcula viva in eo observasse, quae caudata, et ultra 24 horas non viventia judicabat: Idem referebat se animalcula observasse mortua post sumtam ab aegroto Terebinthinam. Materiam praedictam fistulae vitreae immissam praesente Domino HAM observavi, quasdamque in ea creaturas viventes; at post decursum 2 aut 3 horarum eandem solus materiam observans, mortuas vidi."

In demselben Briefe berichtet LEEUWENHOECK schon von seinen weiteren Untersuchungen über menschliches Sperma und erwähnt bereits darin der Spermakrystalle, die er auch dort in 3 Figuren abbildet, und zwar in den Formen, wie sie wirklich vorkommen. „Et cum praedicta materia paucillum temporis steterat, in ea observabantur trilaterales figurae ab utraque parte in aculeum desinentes; quibusdam longitudo minutissimae arenae (Gesichtsfeld), aliquae aliquantulum majores, ut fig. A. Praeterea, adeo nitidae ac pellucidae, ac si crystallinae fuissent."

In einem zweiten Briefe vom 18. März 1678 giebt er dann schon Abbildungen, von denen 2 hier wiedergegeben sein mögen; er nennt als Teile der Spermien in seinem ersten Briefe: Corpus und Cauda, im zweiten bereits Capitulum cum trunco und cauda, oder Caput cum trunco und cauda, so daß seit dieser Zeit die wichtigsten Namen schon feststehen. In diesem Schreiben berichtet er auch über die Spermien von verschiedenen Säugetieren, später dann von Fröschen und Evertebraten. Ueberhaupt hat er viele Jahre seine Untersuchungen über diese Dinge aufs eifrigste fortgesetzt.

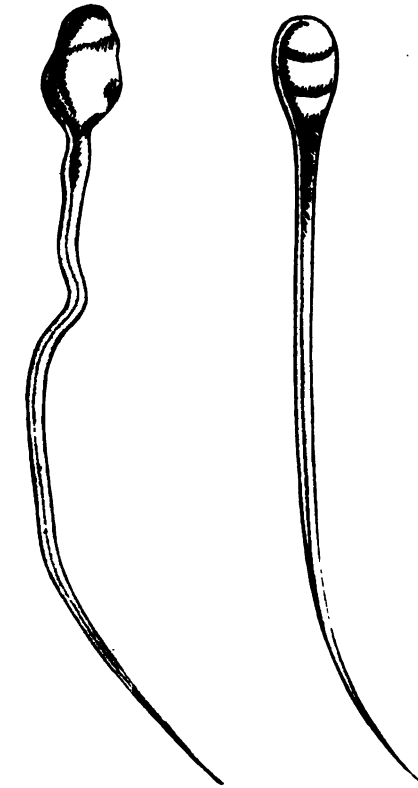


Fig. 53a und b. Kopien menschlicher Spermien nach Leeuwenhoeck, Größe des Originals.

Die Entdeckung der Spermakrystalle nimmt A. Boettcher (47b) für sich in Anspruch, wenigstens spricht er nicht davon, daß sie schon jemand vor ihm gesehen habe; allgemein hat man ihm auch diese Entdeckung zugeschrieben und die Krystalle nach ihm benannt (s. Fürbringer, 88 u. 89a). Wir erwähnten eben, daß sie schon Leeuwenhoeck beschrieben und abgebildet hat. Sehr eingehend und mit mehreren Abbildungen behandelt sie die Schrift des Freiherrn W. v. Gleichen, genannt Russworm: „Abhandlung über die Samen- und Infusionstierchen, oder über die Erzeugung nebst mikroskopischen Beobachtungen des Samens der Tiere“, Nürnberg 1778, 4°; ferner erwähnt ihrer R. Wagner in seinem schätzbaren Lehrbuche der Physiologie, Leipzig, L. Voss, 1842 [1838—1841] (p. 29), woselbst auch eine gute Zusammenstellung der älteren Litteratur über unseren Gegenstand zu finden ist.

In der auf Leeuwenhoeck folgenden Zeit spann sich die Diskussion hauptsächlich darüber hin, ob die Spermien Tiere seien oder nicht. Leeuwenhoeck selbst hält sie für „animalcula“. Der Streit darüber hat ungefähr bis zum Erscheinen von Schwann's berühmtem Werke, worin er die Zellenlehre begründet, gewährt (1839). Ehrenberg in seinem großen Infusorienwerke, 1838, und Valentin (1837, Repertorium) möchten sie noch für Tiere erklären, Ehrenberg mit Hill (1751) für Cercarien, weil man stiletförmige Anhänge am Kopfe fand (Perforatorien) und die „Delle“ am Kopfe für eine Sauggrube hielt. Auch bei Ehrenberg findet sich eine reiche Litteratur. R. Wagner l. c. drückt sich noch etwas zweifelnd aus. v. Siebold (Wiegmann's Archiv, 1838) sprach sich gegen die tierische Natur aus, und Henle, nachdem er anfangs auch mit Johannes Müller wegen der vermeintlichen Sauggrube für die

tierische Natur der Spermien eingetreten war, erkannte bald, daß es sich dabei um eine „Delle“, also um eine optische Erscheinung handle. Schon früher hatten sich LINNÉ, BUFFON, CASPAR FR. WOLFF, SPALLANZANI und TREVIRANUS gegen die Auffassung, die Spermien seien animalcula, ausgesprochen. Richtig führt LALLEMAND in einer beachtenswerten Abhandlung „Observations sur le rôle des zoospermes dans la génération“, Ann. des Sc. natur. T. XV. Zool. 1841, gegen die Tiernatur an, daß sie im Hoden in derselben Weise bereitet würden, wie die Eier in den Eierstöcken.

Der Name „Spermatozoa“ rührt von K. E. VON BAER her, vgl. Acta Acad. Caes. Leopold. Vol. XIII. 2. p. 64 ff. — Ich citiere aus dieser Zeit wegen zahlreicher geschichtlicher Bemerkungen, Abbildungen und Litteratur-Nachweise noch das sonst ziemlich kritiklos gehaltene Buch JOSEF JULIUS CZERMAK's (nicht mit J. N. CZERMAK, einem der besten Förderer der Spermatologie, zu verwechseln) „Beiträge zur Lehre von den Spermatozoen“, Vortrag auf der 2. allgem. Vers. deutscher Naturforscher u. Aerzte in Wien 1832, Wien 1833, Beck's Buchhandlung. Die abenteuerlichen Vorstellungen, wie sie von DALENPAT, 1699, ANDRY, GERBER (Allgemeine Anatomie) und selbst von einem NATHANAEL LIEBERKÜHN über die Spermien als „homunculi“ genährt wurden, deute ich nur an. Weiteres darüber s. bei J. J. CZERMAK. — Die Vorstellungen über die Bedeutung der Spermien waren lange Zeit ebenso unklar wie die über ihre Natur. Nach LEEUWENHOECK sollten sie die Geschlechtslust erregen. J. J. CZERMAK hielt sie schon für das befruchtende Prinzip, sie sollten den weiblichen Zeugungsstoff, den er für ein Fluidum ansah (noch 1832, nachdem v. BAER längst das Säugetierei entdeckt hatte!), zur Gestaltbildung befähigen. Allen voran hatte schon der Freiherr v. GLEICHEN-RUSSWORM sich dahin geäußert, daß die Spermien in die Eier eindringen müßten, um sie zu befruchten.

Die Samenfäden bei Pflanzen wurden bereits 1834 durch UNGER und WERNECK beschrieben (bei Sphagnum — Regensburger botanische Zeitung. 1834. p. 145). MEYEN erwähnt solche Bildungen bei Oenothera und Merchantia.

Eine neue Epoche für die Spermatologie beginnt mit den Untersuchungen KÖLLIKER's, die auch der Ansicht von der tierischen Natur der Spermien ein- für allemal ein Ende machten. Wir verdanken KÖLLIKER (127—129) die ersten genauen Angaben über die Spermiogenese; zwei Thatsachen, die noch heute Geltung haben, hat er mit Bestimmtheit erkannt: die mehrfache Schichtung verschieden geformter Zellen im Inneren der Samenkanälchen und die Bildung des Kopfes der Spermien aus dem Kern der Bildungszellen. HENLE (Handbuch der systematischen Anatomie. Bd. II. Braunschweig 1866. Kap. „Hoden“) beschrieb die verschiedenen Zellformen genauer und ließ den Schwanz der Spermien aus dem Zellkörper hervorgehen, womit er der Wahrheit näher kam als KÖLLIKER, der ihn gleichfalls vom Kern ableitete.

SERTOLI's wichtige Arbeiten (236, 237) leiten einen ferneren neuen Abschnitt in der Geschichte unserer Kenntnis der Spermatogenese ein, indem er die vegetativen Hodenzellen, Nährzellen PETER oder Fußzellen (BENDA) [SERTOLI'schen Zellen Autt.] entdeckte und sie von vornherein als ein Element bezeichnete, welches mit der Spermienbildung direkt nichts zu thun habe. Bei den samenbildenden Zellen unterschied er drei Gererationen, deren Schilderung auch noch heute

recht gut in den erweiterten Rahmen unserer Kenntnisse hineinpaßt. v. Ebner hat eine Zeit lang in seiner mit Recht hochgeschätzten Arbeit (74) den Sertoli'schen Zellen die Rolle der Spermienbildung zugeschrieben und sie deshalb als „Spermatoblasten“ bezeichnet, worin er viele Anhänger fand, andererseits aber auch bald eine entschiedene Reaktion hervorrief, der Biondi, dessen Präparate auch mich seiner Zeit überzeugten, in einer gleichfalls wertvoll bleibenden Arbeit zum Opfer fiel, indem er die v. Ebner'schen Spermatoblasten, d. h. Sertoli-schen Zellen, nicht als Zellen, sondern als Ueberreste sich umbildenden Zellprotoplasmas ansah. Merkel betrat mit Sertoli wieder den richtigen Weg (162). In seiner späteren Arbeit (75) berichtigte v. Ebner seinen Irrtum und erweiterte unsere Kenntnis über die Bedeutung der Sertoli'schen Zellen durch den Nachweis, daß sie Fett leiten.

v. la Valette St. George (s. insbesondere No. 250 und Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV) legte in der Schilderung der Generationsfolge der Samenbildungszellen die Grundlage für die heutige Auffassung: die fast allgemein angenommenen Namen Spermatogonien und Spermatocyten rühren von ihm her, den von Ph. Semper zuerst gebrauchten Namen „Spermatiden“ fügte er in passender Weise ein. Den von ihm sogenannten „Spermatogemmen“ liegen augenscheinlich dieselben Bilder zu Grunde, wie den v. Ebner'schen Spermatoblasten; doch ist v. la Valette St. George über die Entstehung dieser Gebilde und die Bedeutung der Fußzellen nicht völlig ins Reine gekommen. Seine Schilderungen von den zweierlei Zellen in den jungen Hodenkanälchen sind zutreffend; die einen, runden, bezeichnet er als Ursamenzellen, die anderen, welche diese einhüllen, als Follikelzellen, um die Aehnlichkeit mit den zweierlei Zellen der jungen weiblichen Keimdrüsen darzulegen; wie sich aber diese Follikelzellen im Hoden erwachsener Tiere verhalten, wird von v. la Valette für die Hoden höherer Vertebraten nicht mit Bestimmtheit ausgesprochen.

Vor allen haben Brown (62a) und Benda (29) das Verdienst, indem sie in richtiger Erkenntnis der Dinge auf Sertoli und Merkel zurückgingen, sowohl Sertoli's „cellule ramificati“ gegen Biondi's Angriff dauernd zur Anerkennung gebracht, als auch ein neues Moment in die Sache hineingetragen zu haben, welches den v. Ebner'schen Vorstellungen einigermaßen entgegen kam. Insbesondere betonte es Benda, daß eine zeitweise Verbindung zwischen den Spermatiden, bezw. den jungen Spermien und den vegetativen Hodenzellen erforderlich sei und als normaler Vorgang in den Rahmen der Spermiogenese hineingehöre; er bezeichnete, wie angegeben, diesen Vorgang als „Kopulation“. Grobben schlug später „Plasmafusion“ vor; mir schien ein völlig indifferenter Name der richtige, den ich in dem Worte „Symphorese“ gefunden zu haben glaube.

Ballowitz (4—11), Flemming (M. 2556), F. Hermann (115—116), Meves (165—172a), v. Lenhossék (142), Moore (175—178), Brown (62a), v. Ebner in seinen neueren Publikationen (75, 76), Benda (29—39a), J. Broman (59—62f), Regaud (206—222 VIII), Loisel (151—153e), Bouin (48—55 I) und Schönfeld (231) haben wohl in der neueren Zeit die Sache, insbesondere unsere Kenntnisse von der Spermiogenese, am meisten gefördert. Im Texte ist

bereits des Anteils der Meisten der Genannten an neueren wichtigen Entdeckungen gedacht worden.

Von Einzelheiten sei noch folgendes angeführt:

Der Name „Samenfaden" wurde zuerst von Kölliker (l. c.) in Vorschlag gebracht, der Name „Spermatide", wie bemerkt, von Ph. Semper (707a). J. N. Czermak unterschied in hergebrachter Weise Kopf und Schwanz und an letzterem wieder das Kopfstück, das Mittelstück und das Endstück. Schweigger-Seidel bezeichnete später das Czermak'sche Kopfstück des Schwanzes als „Mittelstück". Um die damit gegebene Verwirrung zu vermeiden, schlug Retzius die Namen vor, die wir hier gebraucht haben: „Verbindungsstück" für Czermak's Kopfstück des Schwanzes (Schweigger-Seidel's Mittelstück), „Hauptstück" für Czermak's Mittelstück und behielt nur den Namen „Endstück" in der Czermak'schen Bedeutung bei. Auch gab er die Benennungen „Spieß" und „Randfaden". Letzteren hatte Gibbes (93) unter dem Namen „filament" bei Salamandra und Triton zuerst beschrieben und Flemming (M. 2613) bei Salamandra bestätigt. Um die Auffindung und Beschreibung der Membranbildungen an den Spermien: Spiralsäume, Wellenmembran, Steuermembran, haben sich insbesondere K. Th. v. Siebold (Müller's Arch. 1836 und 1837, Valentin's Repertorium. 1837 und Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. L), J. N. Czermak (73a) und Ballowitz (4a—8) verdient gemacht; Jensen (121—121c) und Ballowitz um die fibrilläre Struktur der Schwanzfäden. Jensen giebt auch geschichtliche Notizen über den Spiralsaum der Säugetierspermien (121b). Ballowitz (5 III) entdeckte und benannte den „Nebenfaden", sowie die Steuermembran, s. p. 99, 117 und 125.

Die Histogenese des Spiralfadens aus kleinen körnigen Bildungen beschreibt zuerst v. Brunn; sicher erwiesen hat sie Benda (35—38). Die Bildung des Achsenfadens unabhängig vom Kern haben zuerst wohl Moore und v. Bardeleben gesehen; genau in allen bis jetzt bekannten Einzelheiten festgestellt hat sie Meves. Bei v. Lenhossék (142) finden sich darüber eingehende geschichtliche Angaben (p. 304). Swaen und Masquelin (M. 2586) beschreiben zuerst die fibrilläre Struktur der Fußzellen (1883). Die ernährende Thätigkeit der letzteren ist wohl zuerst von Renson (M. 2579) erwähnt, dann von Gilson (M. 2561), von Regaud (218a, 219, 220, 222I, 232V) von Loisel (152 und 153e), und insbesondere von Peter (191), von dem auch der Name „Nährzellen" herrührt, eingehender besprochen worden. Die Arbeit Peter's enthält eingehende geschichtliche Nachweise. Ich bemerke noch, daß Regaud seine hier p. 173 erwähnte Ansicht, die samenbildenden Zellen entstammten den Sertoli'schen Zellen, inzwischen aufgegeben hat und sich der Meinung der Dualisten anschließt. Er beschreibt ferner in den Nährzellen bläschenförmige Gebilde, vésicules de sécrétion, die er als Sekretmassen ansieht; ähnliche Dinge bespricht J. Broman bei den menschlichen Nährzellen unter dem Namen „Korbbläschen" wegen ihres gitterförmigen Aussehens. Loisel hält für die Vögel an der Einheit der im Frühjahr zu Beginn der Spermatogenese in den Hodenkanälchen vorhandenen Zellen fest; die Differenzierung in spermienbildende und Sertoli'sche Zellen sei eine sekundäre. Bouin hat sich insbesondere mit den Involutions- und Degenerationserscheinungen bei der Spermiogenese beschäftigt und neuerdings schöne Untersuchungen über die Spermiogenese bei Wirbellosen (Lithobius) angestellt. Die ausführliche

Arbeit von Janssens (120a) konnte hier leider keine Berücksichtigung mehr finden, da sie mir erst zu Händen kam, als die betreffenden Abschnitte bereits gedruckt waren. Ebensowenig konnte ich noch die neueren Publikationen von Regaud (222 I—VIII), von Loisel (152 und 153e), so wie von v. Korff (130a) eingehender in Betracht ziehen; ich mußte mich mit kurzen Bemerkungen und dem Citat begnügen.

Treffliche Abbildungen von Spermien giebt in reichster Zahl Ballowitz (4a—10); aus älterer Zeit sind die von R. Wagner in seinen Icones physiologicae und in Todd's Cyclopædia, Artikel „Semen", anzuführen.

Von kappenartigen Ueberzügen des Kopfes der Samenfäden spricht wohl zuerst Kölliker (127, 128). Später widmet Grohe ihnen eine eingehendere Besprechung; er nimmt eine elastische Membran um das ganze Spermium, insbesondere auch um den Kopf an, welche das Spermium befähige, nach jeder Gestaltveränderung in die Ruhelage zurückzukehren (101a). Schweigger-Seidel (233) gab (1865) den Namen „Kopfkappe" und beschrieb mit guten Abbildungen dies Gebilde richtig als nur einen vorderen Teil des Kopfes überziehend. Später haben sich noch v. Brunn (M. 2550), Jensen (121—121c), Fürst (90, 91, 91a) und insbesondere Ballowitz des näheren mit der Kopfkappe beschäftigt. Während v. Brunn zu der Annahme gelangte, daß die Kappe nur ein bei der Entwickelung auftretendes Gebilde sei, welches später abgeworfen werde, worin ihm Fürst für eine Reihe Säugetiere beistimmte, haben der Letztere und Jensen für die Ratte und den Igel (Fürst) ihren Fortbestand auch bei den völlig ausgebildeten Spermien erwiesen; nach den Untersuchungen von Ballowitz scheint dies überhaupt für alle Säugetiere angenommen werden zu müssen. Weitere Untersuchungen sind indessen über dies Gebilde noch erforderlich.

Die beiden Abteilungen des Spermiumkopfes, das Vorder- und Hinterstück, haben bereits Grohe und Schweigger-Seidel (auch abgesehen von der Kopfkappe) bemerkt; desgleichen Fürst (bei der Ratte) und Jensen. v. Brunn (M. 2550) hat sie als allgemeine Erscheinung in den früheren Entwickelungsstadien der Spermienköpfe beschrieben, läßt sie jedoch später wieder schwinden; ihre Grenze bedinge das mittlere Valentin'sche Querband; er führt sie auf die von Fr. Merkel nachgewiesenen beiden Abteilungen des Kernes der Spermatiden zurück. Ballowitz wies das, wie es scheint, wenigstens bei den Säugetierspermien allgemein verbreitete Vorkommen eines Vorder- und Hinterstückes an den reifen Spermien nach; auch die Namen rühren von ihm her.

Eimer entdeckte den Achsenfaden (bei Fledermäusen). v. Brunn gab den Namen und wies ihn auch bei andern Wirbeltieren nach (M. 2604, 1883). Der Name „Hals" für einen körperlichen Bestandteil des Spermiums wurde zuerst von Th. Eimer gebraucht (M. 2612, 1874). Er verstand darunter dasjenige kurze Stück des Achsenfadens (v. Brunn), welches vom Verbindungsstücke des Schwanzes zum Kopfe zieht, um sich an diesen anzuheften. Eimer war der Meinung, daß hier der Achsenfaden nackt zu Tage liege. Dann hat Ballowitz (M. 2591, 1886) diesen Namen mit der Aenderung aufgenommen, daß er den betreffenden Achsenfadenteil als „Halsstück des Achsenfadens" — schlechtweg „Halsstück" — bezeichnete. Zugleich wies er nach, daß bei vielen Säugetieren nicht ein, sondern 2 feine Fäden dies Halsstück bilden, und daß sie am Kopfe mit je einem Endknöpfchen befestigt

seien. Er ist auch dafür, daß diese Fäden nackt zu Tage lägen. Später (7, p. 260ff., 1891) nimmt BALLOWITZ noch den Namen „Hals" auf und bezeichnet damit die „Lücke", welche zwischen Kopf und Schwanz erscheint, die aber von dem „Halsstücke" durchsetzt wird. Die (scheinbare) Lücke zwischen Kopf und Schwanz wurde zuerst von GROHE erwähnt, dann von SCHWEIGGER-SEIDEL. MEVES (171, p. 334, 1899) schließt sich zunächst dieser Auffassung des Halses als einer Lücke an. Nun zeigte aber bereits JENSEN, dem BALLOWITZ folgte, so wie später MEVES, daß in dieser Lücke auch eine „durchsichtige verbindende Substanz" liege — BALLOWITZ nennt sie Kittsubstanz —, und daß z. B. bei der Ratte diese Substanz es sei, welche das proximale Ende des Achsenfadens mit dem distalen Kopfende verbindet. Die weiteren genauen Angaben von MEVES sind im Texte mitgeteilt worden.

Kurz kann ich hier zur Ergänzung des p. 148 Alinea 3 Gesagten, unter den geschichtlichen Angaben nur noch der neuesten Mitteilungen von J. BROMAN (61e und f) über die Spermien von Pelobates und vom Menschen gedenken, bei welchen beiden er im Halsstücke je 2 kleine Centralkörperchen, ähnlich wie MEVES beim Meerschweinchen nachzuweisen vermochte (61d und 61e). S. auch WILCOX (261). Für die verschiedenen im Spermienschwanze beobachteten Fadenbildungen schlägt BROMAN die Namen vor: „Bewegungsfaden" für den aktiv beweglichen „Stützfaden" und „Nebenstützfaden" (s. bei Amphiuma) für die passiv beweglichen. Er geht dabei von der Voraussetzung aus, daß einer der Fäden in der That aktiv beweglich sei; s. das p. 206 Gesagte.

Für weitere geschichtliche Notizen sei noch auf No. 256 verwiesen.

III. Eier, Ova. Eimassen (Laich), Synoia.

α) Namengebung. Begriffsbestimmung. Uebersicht der Hauptteile der Eier. Bildung des Laichs.

Mit dem Namen „Eier", „Ova" belegen wir in der Regel die vollständig ausgebildeten, zur Befruchtung reifen weiblichen Geschlechtszellen. Aber wir gehen mit dieser Bezeichnung noch weiter, indem wir sie einerseits auf Bildungen anwenden, die, wie die Eier der Vögel, Reptilien, Selachier und anderer Tiere, nicht mehr als „Zellen" angesehen werden können, sondern durch Anbildung besonderer Hüllen, wie Eiweißmassen, Kalkschalen und anderer Dinge, Körper von sehr verwickelter Zusammensetzung geworden sind, andererseits auf weibliche Geschlechtszellen, welche noch nicht vollständig ausgebildet sind, insbesondere noch nicht ihre Befruchtungsfähigkeit erlangt haben. Endlich wird bei den Viviparen auch die aus dem Ei entwickelte Frucht mitsamt ihren Hüllen (Eihüllen), namentlich in den früheren Entwickelungsstadien, als „Ei" bezeichnet, ähnlich wie man fortfährt, von einem Vogel- oder Reptilien-Ei zu reden, selbst wenn schon das darin entwickelte Junge unmittelbar vor dem Ausschlüpfen steht. Den Ausdruck „Eier", „Ova" werden wir, dem vorstehend dargelegten Sprachgebrauche gemäß, ohne strenge Begriffsfassung im allgemeinen verwenden, von „Eizellen", „Cytova" aber nur sprechen, wenn das bestehende Gebilde unzweideutig als

Zelle erscheint und nur „Zellmembranen“ als Hüllen besitzt, also solche, die von der betreffenden Zelle selbst gebildet wurden. Die nach außen abgelegten weiblichen Fortpflanzungskörper werden wir, gleichfalls dem Sprachgebrauche folgend, stets als „Eier“ bezeichnen, z. B. Vogeleier, Insekteneier u. a.

Für eine wissenschaftliche Betrachtung ist aber bei den Eiern, ebenso wie es bei den Spermien und deren verschiedenen Entwickelungsstufen der Fall war (vergl. S. 162ff.), eine weitere Namengebung mit streng festgestellten Begriffen unbedingt erforderlich. Es wird von Nutzen sein, wenn wir hier, gleich zu Anfang unserer Darstellung vom Ei, diese Nomenklatur in kurzer Uebersicht bringen; beim Kapitel „Oogenese“ kommen wir eingehender darauf zurück.

Wir werden beim Stammbaume der Eier unterscheiden:

1) die Stammzellen, Protogonocyten, 2) die Urgeschlechtszellen, Archigonocyten, 3) die Geschlechtszellen, Gonocyten, 4) die Ureier, Archiova, wofür wir auch die Namen Ureizellen, Archicytova verwenden. Darauf folgen 5) die Primordialeier, Oogonien, 6) die Voreier, Oocyten I. Ordnung, 7) die Eimutterzellen, Oocyten II. Ordnung, dann die Reifeier, Ovia; vielfach wird für diese schlechtweg auch der allgemeine Name Eier, Ova, Ovula verwendet.

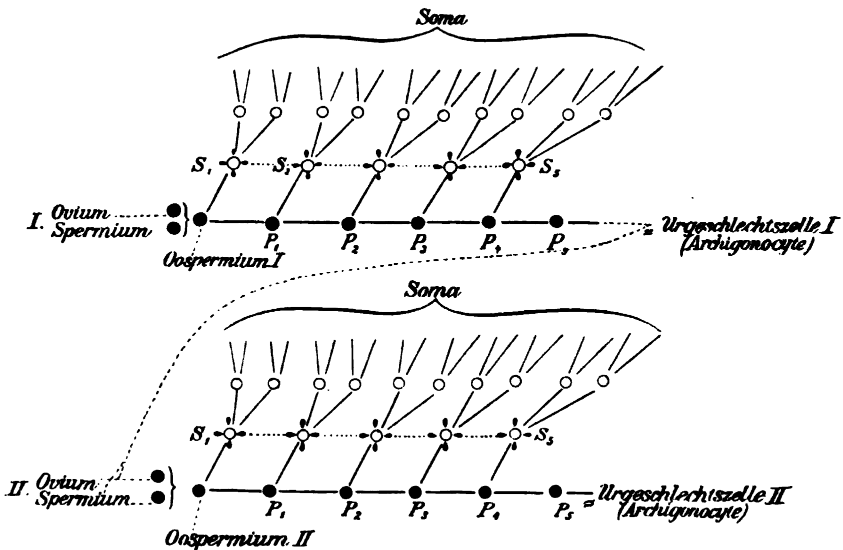


Fig. 54. Schema der Geschlechts- und Körperzellenbildung bei Ascaris megalocephala nach Boveri. Bei *I* treten ein Ovium und ein Spermium zusammen, um ein befruchtetes Ei, ein Oospermium, zu bilden; dieses liefert bei der ersten Teilung eine Stammzelle P_1 und eine Somazelle S_1. P_1 teilt sich wieder in P_2 und S_2 und so fort bis zu P_5. P_5 liefert bei ihrer weiteren Teilung nur noch Geschlechtszellen, entweder männliche oder weibliche; sie selbst wird als Urgeschlechtszelle, Archigonocyte, bezeichnet. Bei *II* beginnt derselbe Prozeß mit einem anderen Individuum von neuem.

Die drei ersten Glieder des Stammbaumes, „Stammzellen“, „Urgeschlechtszellen“ und „Geschlechtszellen“ haben die Eier mit den Spermien gemeinsam (vergl. Abschnitt Spermiogenese, p. 160 ff.);

Fig. 54, welche ich mit unbedeutender Aenderung Boveri's wichtigem Werke (622 a) entlehne, giebt über dieselben einen vorläufigen Aufschluß: Aus der Verbindung eines Reifeies, Ovium, mit einem Spermium, dem Oospermium, geht durch den Furchungsprozeß die junge Embryonalanlage hervor. Bei Ascaris megalocephala, auf welchen Nematoden sich die Figur bezieht, enthält die eine (P_1) der beiden ersten Furchungszellen, S_1 und P_1, neben der Anlage von weiteren Körperzellen, $S_2 \dots S_5 \dots$, auch die Anlage von Geschlechtszellen; die andere Furchungszelle (S_1), liefert nur Körperzellen, welche in der Figur als einfache helle Kreise bezeichnet sind. Bei einer bestimmten Anzahl der folgenden Teilungen bleibt dasselbe Verhalten. Boveri nennt diejenigen vier ersten Furchungszellen, welche, neben Körperzellenanlagen, die Geschlechtszellenanlagen führen, „Stammzellen" = $P_1 - P_4$ in Fig. 54. Von der 5. Teilung an liefert der eine Abkömmling, P_5, der letzten Stammzelle (P_4) nur noch Geschlechtszellen. Dieser Abkömmling (P_5) wird von Boveri als „Urgeschlechtszelle" bezeichnet; die von ihm in den nächsten Folgen gelieferten Zellen sind die „Geschlechtszellen" Nussbaum (683). Sie sind hier nicht gezeichnet, können aber leicht als fortlaufende Abkömmlinge in der Reihe der Zellen P_1, P_2, P_3, P_4, $P_5 \dots$ gedacht werden, bis sie wieder ein Ovium oder ein Spermium liefern. Bei II treten solche zu einem neuen Individuum zusammen. — Diejenigen Körperzellen, S_1, S_2 u. s. f., welche aus dem Oospermium und aus den Stammzellen hervorgehen und ihrerseits nur wieder Körperzellen erzeugen, haben noch etwas besonderes und sind daher durch vier kurze kreuzförmig stehende Striche in der Figur ausgezeichnet; von dieser Besonderheit wird später gehandelt werden. Die übrigen Körperzellen sind, wie bemerkt, als einfache helle Kreise gehalten; sie bilden durch ihre weiteren Vermehrungen alle sonstigen Gewebe und Organe des Individuums.

Die Geschlechtszellen der drei ersten Generationen — den Namen „Geschlechtszellen" ganz allgemein gebraucht · also die Stammzellen, Urgeschlechtszellen und Geschlechtszelle im engeren Sinne, sind ihrem Charakter nach, ob männlich oder weiblich, noch nicht zu bestimmen. Bei irgend einer Generation der Geschlechtszellen — der wievielten? ist ebenfalls nicht bestimmbar — ist dies aber möglich; wir nennen diese zuerst als solche bestimmbaren Geschlechtszellen, je nach ihrem Sexualcharakter, Ursamenzellen oder Ureier (Ureizellen). Die Abkömmlinge der Ureier werden — wahrscheinlich liegen dabei mehrere Generationen vor — Primordialeier, Oogonien genannt. Mit einer (der letzten) dieser Generationen beginnen die betreffenden Zellen stark zu wachsen und die definitive Größe des späteren Reifeies zu erlangen; diese Zellen sind Boveri's Oocyten (auch „Ovocyten) I. Ordnung, die Voreier, wie ich sie nenne. Durch einen, was die Massen anlangt, sehr ungleichen Teilungsprozeß zerfallen sie in die kaum verkleinert erscheinenden Oocyten II. Ordnung, die Eimutterzellen, und die ersten Polzellen (Polocyten I). Die Oocyten II. Ordnung teilen sich endlich je in das Reifei, Ovium und die zweite Polzelle. Vielfach teilt sich dabei auch die erste Polzelle noch einmal in zwei Tochterzellen [1]).

1) Ebenso, wie der Name „Ei", wird auch der Name „Geschlechtszelle", der schon lange im Gebrauch ist, in mehrfacher Bedeutung verwendet. Es läßt sich dies nicht umgehen, bringt aber wohl kaum Schwierigkeiten mit sich. Wie

Aus der Fig. 55 — kopiert nach den Angaben von Boveri (306) und O. Hertwig (Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte, 7. Aufl.) — wird man sich leicht über diese Dinge orientieren.

Ich habe bei den vorhin angeführten Namen einige Aenderungen mir gestattet. Zunächst habe ich überall Namen, welche bequem international zu verwenden sein dürften, hinzugefügt: Protogonocyte, Archigonocyte, Cytovum, Archicytovum; letztere beiden Ausdrücke wurden gewählt, um Verwechslungen mit „Oocyte" zu vermeiden. Ferner bildete ich neu „Reifei" und dessen internationalen Terminus „Ovium". Da, wie eingangs dieses Abschnittes bemerkt, der Ausdruck „Ei" ungemein vieldeutig ist, so sind wir gezwungen, für den Fall, daß wir mit bestimmten Begriffen in kurzer Form operieren wollen, ein neues Wort zu schaffen. Ovium, welches an das griechische ὠΐον, Ei, (statt ᾠόν) und zugleich an „Spermium" anlehnt, schien mir brauchbar. Es soll darunter also das reife, regulär befruchtungsbereite Ei verstanden werden, dessen Begriffserklärung Bonnet (297) trefflich mit folgenden Worten giebt: „Reif ist das Ei nur dann, wenn es eine bestimmte für die Species nur in unwesentlichen Varianten schwankende Größe erreicht, eine bestimmte Masse Dotter (s. darüber w. u.) im Eileib meist mit mehr oder weniger auffallender peripherer Verlagerung des Keimbläschens aufgespeichert und die Richtungskörperchen oder Polzellen abgeschnürt hat." — Der Name „Urei" rührt von Pflüger (517), „Primordialei" von His (418) her; sie wurden aber von ihren Urhebern in etwas anderem Sinne gebraucht als hier. Indem ich „Oogonien" und „Primordialeier" gleichsetze, folge ich Bonnet (296).

Wie Boveri (306) richtig darlegt, empfiehlt es sich nicht, bei den letzten, mit der Bildung der Polzellen einhergehenden Teilungen die Namen „Eimutterzelle", „Eitochterzelle" „Eienkelzelle" zu verwenden (für bezw. Oocyte I. Ordnung, Oocyte II. Ordung und Ei [Reifei]). Will man, wie zu wünschen, einen guten deutschen Ausdruck haben, so erweist sich wohl „Vorei" als passend (für Oocyte I. Ordnung). Auch der Ausdruck „Polocyte" dürfte brauchbar sein. Da es sich bei den Polocyten um „Zellen" handelt, und da dies mit Rücksicht auf das Verständnis dieser Bildungen zu betonen wichtig ist, so wünsche ich den Namen „Richtungskörperchen" durch den später gebräuchlich gewordenen „Polzellen" oder „Polocyten" durchweg zu ersetzen.

Das Reifei entspricht — vergl. die Fig. 55 — streng genommen der Spermatide und nicht dem Spermium; Korschelt und Heider (l. c. p. 294) haben auch deshalb für „Reifei" den Ausdruck „Oide" gewählt. Da jedoch das Spermium nur auf dem Wege einer Umformung direkt aus der Spermatide hervorgeht, besteht auch eine Homologie zwischen Ovium und Spermium. In der Ausbildung sekundärer und tertiärer Hüllen — freilich erst nach der Befruchtung — erleidet übrigens auch das Reifei noch allerlei Veränderungen.

In allen den genannten Stadien ihres Bestehens stellen nun die Eier im wesentlichen Zellen dar mit einem meist schon anfangs großen

---

schon der Seitentitel dieses ganzen Kapitels zeigt, wird einmal die Bezeichnung „Geschlechtszellen" ganz allgemein gebraucht für männliche und weibliche Fortpflanzungskörper jeglicher Art und jeglicher Entwickelungsstufe, dann aber — seit Nussbaum (683) — verstehen wir darunter, im engeren Sinne, die nächsten Abkömmlinge der Urgeschlechtszellen Boveri's, so lange diese Abkömmlinge noch keinen Geschlechtscharakter, ob männlich oder weiblich, erkennen lassen.

Protoplasmaleibe, großem Kern und Kernkörperchen. Dazu kommen fast in allen Fällen Hüllen, die man als eigene und fremde bezeichnen kann. Die ersteren sind vom Zellenleibe, dem Eiprotoplasma selbst geliefert, haben also, wie vorhin bereits bemerkt, den Charakter von Zellmembranen; die anderen sind von außenher, von den das Ei umgebenden Organen abgeschieden und dem Ei aufgelagert worden. Die eigenen Hüllen sind die „Dotterhaut", „Oolemma"

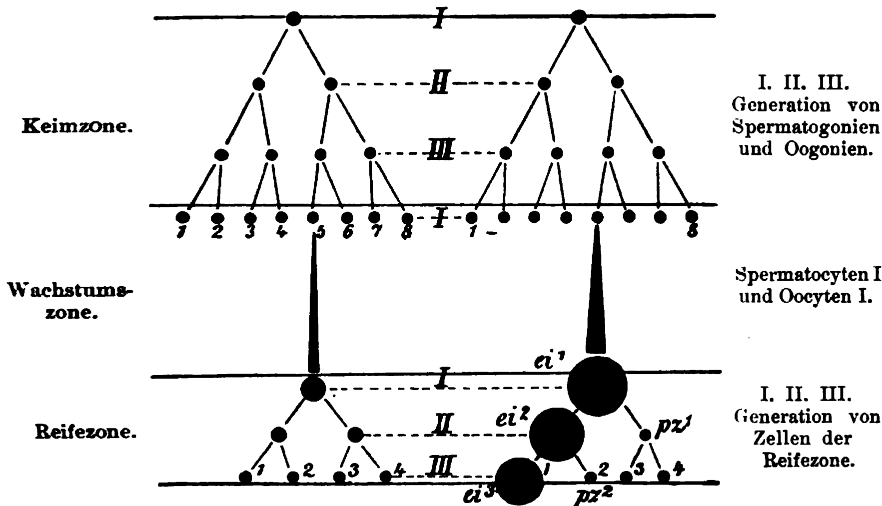


Fig. 55. Schema der Entwickelung der Urgeschlechtszellen (*I* in der Keimzone) — Ursamenzellen links, Ureier rechts — zu den Spermatiden und Spermien, bezw. Ovien: *II* u. *III* in der Keimzone bedeuten die Spermatogonien und Oogonien. Die obere kleine Zelle in der Wachstumszone wächst zu einer Spermatocyte I. Ordnung oder zu einer Oocyte I. Ordnung (ei^1) heran. Durch die Teilung dieser Zellen (*I* in der Reifezone) entstehen (links) je 2 Spermatocyten II. Ordnung (Präspermatiden), rechts je eine Oocyte II. Ordnung, Eimutterzelle (ei^2) und eine erste Polzelle (pz_1). Die folgende Teilung bei *II* in der Reifezone ergiebt die Spermatiden (links *1, 2, 3, 4*) und ein Reifei, Ovium (ei^3), nebst der zweiten Polzelle (pz^2). Auch pz^1 kann sich noch einmal teilen und dann ergeben sich rechts wie links 4 Abkömmlinge von *I* (Reifezone), die links alle gleichwertig sind, rechts aber ungleichwertig, indem nur ei^3 befruchtungsfähig wird. — Nach Boveri und O. Hertwig (Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte, 7. Aufl., Fig. 26, p. 41, 1902).

oder die „Dotterhäute"; die fremden werden als „Zona", „Chorion", als Schalenhaut, als „Eiweißhülle", als „Eischale", Kalkschale u. a. unterschieden und sind jedermann vom Vogelei, wenigstens oberflächlich, bekannt.

Noch ein weiteres Stück gehört zu dem Bestande der Reifeier, der Dotter, Vitellus (Nahrungsdotter, Reichert). Während das Ei bis zum Ende des Stadiums der Oogonien nur einen aus reinem gewöhnlichen Zellprotoplasma aufgebauten Leib besitzt, beginnt es später, namentlich im Stadium der Oocyte I. Ordnung, im Wachstumsstadium O. Hertwig's, aus Nahrungsmaterial, welches ihm durch verschiedene Einrichtungen reichlich geboten wird, in seinem Innern eine zur Ernährung des künftigen Embryo bestimmte eigentümliche Substanz von höchstem Nährwerte auszubilden, den Dotter, welcher sich in Form von glänzenden Kügelchen oder in krystallähnlichen Bildungen „Dotterplättchen" (? s. w. u.) in das Eiprotoplasma einlagert

und darin oft bis zu großen Mengen — vergl. die Eier der Vögel, Reptilien, Haifische — aufspeichert. Die erhebliche Größe der genannten Eier rührt zum Teil von diesem meist gelblich gefärbten „Dotter“ (λέκιθος, vitellus) her. Aber auch die kleinsten Reifeier besitzen fast ausnahmslos eine im Verhältnis ansehnliche Menge Dotter. Da man nun in früherer Zeit den Dotter nicht streng vom Eiprotoplasma schied, so wurde derzeit der Name „Dotter“ auch für den gesamten Eileib (abgesehen vom Kern und Kernkörper) gebraucht, und man thut dies da, wo es auf eine strenge Scheidung nicht ankommt, wohl noch heute. Reichert unterschied zuerst beim Reifei genauer zwischen dem Eiprotoplasma, welches er als „Bildungsdotter“ bezeichnete und dem Nahrungsdotter (Deutoplasma Ed. van Beneden).

Der Ausdruck „Bildungsdotter“ hat seine vielfachen Mängel; vor allem ist er kein „Dotter“. Schon aus diesem Grunde und der Kürze wegen gebraucht man jetzt das Wort „Dotter“ nur für den Begriff des im Ei enthaltenen Ernährungsmaterials, welches bei der Embryonalentwickelung sich direkt nicht an der Leibesbildung des Embryo beteiligt. Für das Eiprotoplasma, welches später zur Leibessubstanz des Embryo sich umformt, schlägt Bonnet (296) vor, das Wort „Keim“, βλαστός, zu gebrauchen, welchen Vorschlag ich für sehr annehmbar erachte. Das paßt denn auch gut zu dem Sprachgebrauch, der mit dem Worte „Keim“ auch den bereits in Furchung begriffenen oder abgefurchten Bildungsdotter, also die erste Embryonalanlage zu bezeichnen pflegt. Man kann auf diese Weise für die verschiedenen Stadien sich der Ausdrücke „ungefurchter“, „furchender, abgefurchter“ Keim u. a. bedienen.

Bezüglich des Dotters muß schon hier eines für das Verständnis der Eier sehr wichtigen Umstandes gedacht werden. Ist der Dotter in verhältnismäßig geringer Menge im Ei vorhanden, so wird bei dem Teilungsprozesse, der die Bildung des Embryo einleitet, dem Furchungsprozesse (Segmentatio), der Dotter mit in die Teilung hineingerissen; die erste Furche zerlegt das ganze Ei in zwei Teile und jeder Teil, Blastomer, Furchungskugel, Furchungzelle, enthält etwa die Hälfte des Dotters; so geht es auch beim weiteren Teilungsprozesse fort; Beispiel: Eier der Säugetiere. Ist aber der Dotter in großer Masse vorhanden, so sammelt sich der verhältnismäßig kleine Keim an einer Stelle des Dotters, gleichsam auf der Dottermasse schwimmend. Bei der Furchung vermag er die große schwere Dottermasse nicht mit in den Teilungsprozeß hineinzuziehen; letztere bleibt ungefurcht als träge Nahrungsmasse unter dem sich zum Embryo fortbildenden Keime liegen; Beispiele: Vögel, Reptilien u. a. Die erstere Eiform geht durch mancherlei Zwischenformen in die zweite über. Die Eier der ersten Art werden als „holoblastische“, die der zweiten als „meroblastische“ bezeichnet.

Da die Eier längst bekannt waren, bevor man die Zellen und deren Teile kennen lernte, so waren die gleichartigen Teile bei ihnen mit anderen Namen benannt worden, als sie später für die übrigen Zellen üblich wurden: Dotter = Zellleib, Keimbläschen, Vesicula germinativa = Zellkern, Keimfleck, Macula germinativa = Kernkörper, Dotterhaut, Membrana vitellina = Zellmembran. Hierher gehört nach manchen Autoren auch die dicke glänzende Hülle vieler Eier, wie die der Säugetiere und

des Menschen. die als Zona oder Zona pellucida, Zona radiata bezeichnet wird. Da die genannten Stücke bei den Eiern manche Besonderheiten aufweisen, empfiehlt es sich, die alten überall eingebürgerten Namen beizubehalten. Nur sollte, wie bemerkt, der Aus-

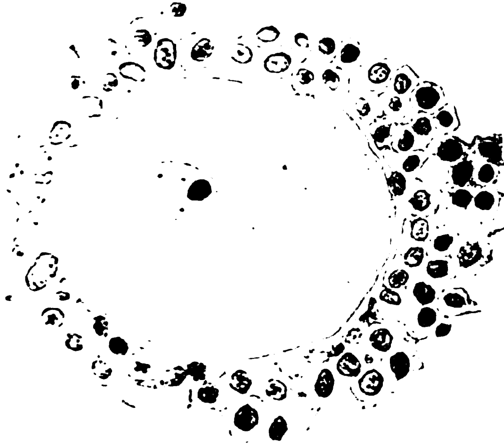


Fig. 56.

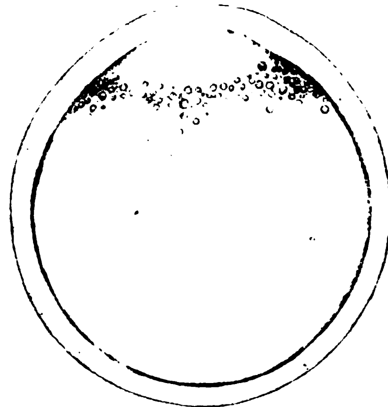


Fig. 57.



Fig. 58.

Fig. 56. Holoblastisches Ei eines Säugetiers (Tarsius spectrum, Prosimii) nach STRATZ (570), Taf. VII, Fig. 8. Das junge, von einem Teile der zugehörigen Follikelzellen umgebene Ei zeigt die helle dünne Dotterhaut (Zona) noch nicht völlig ausgebildet, den Eileib (Ooplasma) mit wenig (dunkleren) Dotterelementen, das helle Keimbläschen und darin den dunklen Keimfleck.

Fig. 57. Kleines meroblastisches Ei eines Fisches (Esox lucius) nach HIS (419). Die feine dunkle äußere Linie stellt die Dotterhaut dar, die zweite etwas breitere dunkle Linie die (optische) Grenze des Eileibes, die hellere Schicht zwischen beiden ist eingedrungenes Wasser. Nach oben, ein wenig vorgewölbt, befindet sich der Keim, darunter der Dotter. An der Grenze beider dunkle Fetttropfen in der Rindenschicht.

Fig. 58. Halbschematischer Durchschnitt eines großen meroblastischen Eies (Gallina domestica) nach ALLEN THOMSON aus O. HERTWIG's Lehrbuch, 7. Aufl. Fig. 11, S. 16. Die dickere äußerste dunkle Linie stellt den Durchschnitt der Kalkschale dar. Darunter zwei feine dunkle Linien bezeichnen die Schalenhaut, Membrana testacea; rechts weichen sie auseinander, um einen linsenförmigen helleren Raum, die Luftkammer, einzuschließen. In der Mitte der große dunkle, mit hellen konzentrischen Streifen durchsetzte Körper ist die fast ganz aus Dotter bestehende Eizelle (Gelbei). Die Streifen bedeuten dünne Schichten des sogenannten weißen Dotters, welche zwischen die Masse des hier dunkel gehaltenen gelben Dotters eingeschaltet sind. Die flaschenförmige helle Figur in der Mitte bezeichnet ebenfalls eine Masse weißen Dotters, die PURKYNE'sche Latebra; nach oben wird sie von dem kleinen (dunklen) linsenförmigen Keime, der Cicatricula (Narbe) gedeckt. Der Raum zwischen Schalenhaut und Eizelle, Gelbei, ist mit dem Eiweiß (Albumen) ausgefüllt; in demselben erstrecken sich links und rechts je ein dunkler gedreht verlaufender Strang, die Chalazae, Hagelschnüre, von der Dotterhaut zur Schalenhaut.

druck „Dotter“ nur für den „Nahrungsdotter“ verwendet werden, für den „Bildungsdotter“ der Name „Keim“. Korschelt-Heider (666a) nennen den Zellleib des Eies, einerlei ob mit oder ohne Dotter, „Ooplasma“.

An den Figuren 56—58 wird man sich leicht über die hier benannten übersichtlich beschriebenen Teile der meroblastischen und holoblastischen Eier orientieren.

Bei den männlichen Geschlechtszellen mußten wir zwischen den Spermien und dem Sperma unterscheiden. Etwas ähnliches ist auch bei den Eiern vieler Tiere nötig, indem dieselben durch Hüllen verschiedener Bildung und Konsistenz in größerer Zahl zu einem Packet zusammengebracht werden. Vielleicht empfiehlt es sich, um die Aehnlichkeit anzudeuten, die zwischen dem Sperma, i. e. der Samenmasse mit den Spermien darin, und diesen Eimassen besteht, eine besondere allgemeine Bezeichnung einzuführen, die für alle die verschiedenen Formen verwendet werden könnte; ich schlage das Wort „Synoion“ (*σύν* und *ᾠόν*) dafür vor. Am ähnlichsten dem Sperma sind in dieser Beziehung wohl die Gallertmassen, welche den Froschlaich, Krötenlaich und den Laich mancher Fische bilden. Der Fischlaich wird freilich meist sofort nach der Entleerung in das Wasser zerteilt, so daß die einzelnen Eier mit ihren Hüllenresten isoliert werden; aber das geschieht ja auch mit dem Fischsperma, der sogenannten „Fischmilch“, und es werden doch von den brünstigen Weibchen bei der Berührung mit den Männchen eine Menge Eier mit gallertigen dünnen Hüllen in der Art eines Ejakulates ausgestoßen. Die schleimigen oder gallertigen Massen sind, ebenso wie beim Sperma, Produkte von Drüsen der ausführenden Wege.

Auch bei Wirbellosen kommen ähnliche Einrichtungen vielfach vor. Wenn die die Eier einhüllenden Massen von außen erhärten, so daß sie Kapselform annehmen, so werden sie Cocons genannt. Bei den Lumbriciden und den Hirudineen werden solche Cocons, die mehrere Eier umschließen, von den Hautdrüsen dieser Tiere geliefert; bei anderen, z. B. bei Hydrophilus, werden die Eier in eine Gespinnstkapsel eingeschlossen, ähnlich wie dies bei den Spinnen der Fall ist. Derlei Einrichtungen erinnern an die Spermatophoren. Damit verlassen wir aber schon den Boden, der einen Vergleich mit dem Sperma zuließ. Wir werden weiter unten bei den Kapiteln „Morphologisches Verhalten der Eier“ und „Physiologische Bemerkungen“ auf diese Dinge zurückkommen und sehen, daß auch die um die einzelnen Eier der oviparen Tiere sich lagernden Hüllen an die in Rede stehenden Bildungen sich anschließen.

β) Physikalisches und chemisches Verhalten der Eimassen (Synoia) und der Eier.

Ueber das physikalische Verhalten der Eimassen ist kaum mehr etwas dem eben Gesagten hinzuzufügen. Auch die einzelnen Eier zeigen in physikalischer Beziehung, wie in Konsistenz, Farbe u. a., eine so große Verschiedenheit, daß wir auf die Beschreibungen bei den Tierklassen verweisen müssen. Erwähnt mag noch sein, daß die mit dickerer Dotterhaut versehenen Eier eine große Elastizität aufweisen. Bei den Fischeiern und den Eiern anderer im Wasser laichenden Tiere dringt nach der Befruchtung vielfach Wasser

durch die Eihaut ein. Besonders interessant sind die Einflüsse, welche die verschiedenen physikalischen Energien auf die Eier ausüben. So stellen sich infolge der Schwerkraft die Eier der Vögel so wie die der Anuren — Beobachtungen besitzen wir bei Hühnern und Fröschen — in bestimmter Weise ein. Das Hühnerei dreht sich dabei in seiner Schale (im Albumen) um die durch die Chalazen gehende Achse so, daß der Keim nach oben zu liegen kommt; die Froscheier drehen sich in ihrer Gallerthülle in gleicher Weise.

Die Froscheier haben bekanntlich eine größere schwarze und eine kleinere helle Kalotte. In der Mitte der schwarzen Kalotte findet sich an der Oberfläche die größere Menge des spezifisch leichteren Keims, in der Gegend der helleren der schwerere Nahrungsdotter angehäuft. Die Eiachse bei Rana fusca, dem braunen Grasfrosche, d. h. die Linie, welche die Scheitelpunkte beider Kalotten verbindet, stellt sich demgemäß unter dem Einfluß der Schwere senkrecht ein. Beim Wasserfrosche, der Rana esculenta, fand Roux (699 a), daß die Eiachse sich schief stellt. Daß dies eine rein physikalische Erscheinung sei, bewies Roux dadurch, daß er sie auch an Eiern, die durch Kochen erhärtet und aus ihrer Gallerthülle ausgeschält waren, zeigen konnte. Was die Einstellung der Hühnereier anlangt, so hat Waldeyer (591, S. 67) die Vermutung ausgesprochen, daß der weiße Dotter der Latebra (s. Fig. 58) spezifisch schwerer sei und daher wie ein Senkblei wirke; daselbst wird auch der abweichenden Ansichten Purkyně's und v. Baer's gedacht. Daß auch solche kleine Körper wie die Nucleolen in den Eiern in ihrer Lagerung durch die Schwerkraft beeinflußt werden können, zeigt die hübsche Beobachtung von Herrick (416).

Durch Pflüger's bahnbrechende Untersuchungen (M. 2342) wurde die Aufmerksamkeit zuerst auf diese Dinge und auf ihre Wichtigkeit für gewisse Fragen der Entwickelungsgeschichte gelenkt.

Ueber die Einflüsse anderer physikalischer Agentien: Temperatur, Licht, Magnetismus, Elektrizität sind insbesondere in der letzten Zeit, vorzüglich von Roux, Driesch, den Brüdern Hertwig, O. Schultze, Born u. a. zahlreiche Versuche angestellt worden, welche die Abänderungen der Entwickelungsvorgänge durch diese Energieformen zum Gegenstande hatten. Auf das unbefruchtete Ei ist dabei kaum Rücksicht genommen worden. Einzelnes siehe noch unter „Physiologische Bemerkungen".

Genauere Kenntnis der chemischen Bestandteile der Eier haben wir nur bei den Vögeln, Reptilien, Amphibien und Fischen, da die Eier der Säugetiere wegen ihrer Kleinheit und der fast unmöglich erscheinenden Beschaffung einer genügenden Zahl bislang chemisch nicht untersucht worden sind. Auch für die Wirbellosen fehlen uns genaue Analysen.

Die Eischalen der Vögel sowie die kalkhaltigen Schalen der Saurier und Hydrosaurier, soweit sie vorkommen, enthalten Calcium, Magnesium und Spuren von Eisen, dazu Kohlensäure, Phosphorsäure, Schwefelsäure und Kieselsäure, letztere auch nur in Spuren. Im allgemeinen finden sich 3—6 Proz. organischer Substanz und 90 Proz. Calciumcarbonat. Die übrigen 4—7 Proz. verteilen sich auf die anderen genannten Stoffe. Phosphorsaure Magnesia fehlt oft. — In der organischen Grundlage der harten Eischale und

insbesondere in der Schalenhaut findet sich bei Vögeln, Sauriern, Hydrosauriern und Selachiern Keratin. Bei Tropidonotus natrix und Mustelus laevis wird Elastin als Bestandteil angegeben. Mucin enthält die Gallerthülle der Amphibieneier.

Neumeister fand in der Eischale von Echidna aculeata eine von den echten Keratinen abweichende Substanz, insofern als sie vom Magensaft, allerdings sehr schwer, verdaut wurde.

Unter den Pigmenten der Vogeleierschalen sind verschiedene Arten mit besonderem Namen belegt worden: Oocyanin, als Farbstoff der blauen bis grünen Schalen, das Oorhodein in den dunklen und rötlichen Eierschalen. In den Schalen der Strauß- und Kasuareier hat man einen besonderen grünen Farbstoff, das Oochlorin und in den Eiern der Krypturiden das gelbe Ooxanthin nachgewiesen.

Die Inhaltssubstanzen der Eier sind am besten beim Huhn bekannt und beziehen sich die folgenden Angaben auf Hühnereier:

Das Durchschnittsgewicht eines Hühnereies beläuft sich auf 40–50 g, doch kommen sehr viel kleinere Eier (Zwergeier) und weit schwerere und größere (Rieseneier), welche bis zu 70 g und darüber wiegen, vor. Diese Angaben beziehen sich aber offenbar auf kleinere Hühnerrassen. Von einer größeren Hühnerrasse, der sog. Ulmerrasse, teilt mir Dr. F. Hein, Assistent des Berliner anatomischen Institutes, mit, daß hier meist 90 g als Gewicht gefunden wird, jedoch kam die Gewichtszunahme vorzugsweise auf das Albumen, nicht auf den gelben Dotter. Die Schale wiegt meist 12 g.

Im Eiereiweiß finden sich, abgesehen von den aus Keratin bestehenden, dasselbe durchsetzenden Stützhäutchen, der Hauptsache nach Proteinstoffe: Ovalbumin, mehrere Globuline und das Ovomukoid (Mörner); außerdem eine alkalisch reagierende Flüssigkeit, welche man durch Auspressen gewinnt und die sich gut filtrieren läßt. Sie besteht aus 86 Proz. Wasser, 0,5 Proz. Salzen (Chlornatrium und Chlorkalium), Traubenzucker, Fett, Seifen, Lecithin und Cholesterin in geringen Mengen und Spuren eines Lipochroms, des Luteins.

Die Lipochrome finden sich hauptsächlich in den Fettgeweben, sind aber auch in Pflanzen (Möhren und Tomaten) gefunden worden. Sie (vergl. weiter unten) bilden im wesentlichen auch den gelben Farbstoff des Dotters.

Das Ovalbumin koaguliert in dünnen Lösungen schon bei 56° C. Es löst sich in verdünntem schwefelsauren Ammoniak und scheidet sich bei langsamem Verdunsten daraus in Krystallen ab, welche etwa $^1/_2$ Proz. phosphorsauren Kalk enthalten.

Die Globuline machen 7 Proz. der Gesamteiweißmenge aus. Sie werden zum größten Teil durch Kohlensäure, wenig Essigsäure oder verdünnte Salzsäure ausgefällt. Sie koagulieren erst bei höheren Temperaturen.

Das Ovomukoid wurde zuerst von Neumeister dargestellt und von ihm als Pseudopepton beschrieben. Da es beim Kochen mit verdünnten Säuren eine reduzierende Substanz abspaltet, nimmt Neumeister nunmehr den von Mörner vorgeschlagenen Namen „Ovomukoid“ an.

Es ist bekannt, daß das Eiweiß der sog. Nestflüchter, zu denen ja die Hühner gehören — nur die Kibitzeier machen hier eine Ausnahme — beim Koagulieren durch Erwärmen zu einer festen, weißen, undurchsichtigen Masse erstarrt, während das Eiweiß der nacktgeborenen Nesthocker (Schwalben, Krähen, Finken) beim Sieden nur eine vollkommen durchsichtige und fluorescierende Gallerte bildet. TARCHANOFF hat dieses durchsichtig bleibende Eierweiß als „Tataeiweiß" bezeichnet. Dieses Verhalten beruht wahrscheinlich nur auf einem größeren Reichtum an basischen Salzen (Kalisalzen).

Der hell bis dunkelgelb erscheinende Dotter der Vogeleier wird von einem dünnen Häutchen, der Dotterhaut, umhüllt, welche aus einem Keratin besteht, das sich allmählich in Pankreassaft löst; also ähnlich abweichende Eigenschaften besitzt, wie die Eischale von Echidna (s. vorhin).

Die Dottersubstanz selbst reagiert schwach alkalisch und stellt eine Emulsion dar, von der in Wasser nur wenig löslich ist; sie enthält überhaupt kaum 6 Proz. Wasser. Aether giebt eine gelbe Lösung von Fetten, Cholestearin und Pigment, sowie von Lecithinen. Als Rückstand bleiben Eiweißstoffe, die durch wiederholte Aetherextraktionen völlig farblos sich darstellen lassen, sich in 10 Proz. Kochsalzlösung selbst leicht lösen, bei Verdünnung dieser Lösung mit Wasser aber wieder ausfallen. Diese Proteinstofflösung koaguliert beim Erwärmen und enthält auf einen Hühnereidotter etwas über 1 Proz. Salz (Chloride, Magnesiasalze, Kalksalze und etwas Kieselsäure), dazu noch Traubenzucker. Die Eiweißstoffe selbst sind teils einfache Vitellinkörper, insbesondere aber Lecithalbumin, die lockere Verbindung eines Lecithins mit Vitellin. Wichtig ist ein eisenhaltiges Nuklein, das Haematogen, aus welchem sich bei der Bebrütung das Haemoglobin des jungen Vogels bilden soll. Dasselbe ist wie das Lecithin im Dotter an einen Vitellinkörper gebunden und wie Lecithalbumin in salzhaltigem Wasser löslich.

Ein gelbes Lipochrom, Lutein (Vitellolutein), bildet neben einem in geringerer Menge vorkommenden roten Farbstoffe, Vitellorhoidein, die Ursache der Färbung des Dotters. Einige specielle Angaben findet man noch weiter unten bei Besprechung der morphologischen Verhältnisse des Dotters.

Wie mir Dr. HEIN mitteilt, ändert sich mit verschiedener Fütterung der Hühner die Farbe des von ihnen produzierten Eidotters. Bei trockener Körnernährung werden hellgelbe Dotter erzielt. Grüne Pflanzenkost erzeugt dunklere gelbe Farbentöne. Reichlicher Fleischzusatz (Schnecken, Würmer) giebt dunklere rötlich gefärbte Dotter.

Der Dotter des Knochenfischeies hat im ganzen dieselbe Zusammensetzung wie der Vogeleidotter; das aus demselben darzustellende besonders benannte Ichthulin ist eine mit Lecithin und eisenhaltigem Nuklein besetzte Vitellinbildung.

Bezüglich der Wirbellosen mag erwähnt sein, daß deren Eihüllen meist aus Chitin- und Skeletinsubstanzen bestehen; KRUKENBERG und W. ENGEL fanden indessen bei Murex keratinähnliche Stoffe.

Die vorstehenden Angaben sind dem Lehrbuche der physiologischen Chemie von R. NEUMEISTER, 2. Auflage 1897, Jena, Fischer, soweit nicht

eine andere Quelle angegeben ist, entlehnt. Für weitere Angaben seien genannt: Bondzinski und Zoja (295a), Bunge (315), Dillner (345), R. Dubois (634), Giacosa (381) — Froschei und Eihüllen —, Gross (389), Hammarsten und Lindwall (398), Hofmeister (421) — Krystallisation des Eieralbumins — Kobert (447a und b) — Giftstoffe in Eiern — König (452) — Chemie der menschlichen Nahrungs- und Genußmittel — Krukenberg (455), Liebermann (460 und 461), Maly (470) — Dotterpigment — Miescher (479), Mörner (488), Neumeister (500), Raspail (524), Salkowski (538), Tarchanoff (577), Thudichum (581) — Lutein —, Walter (593) — Ichthulin — und Wickmann (603). Auch ist auf die aus dem Laboratorium A. Kossel's hervorgegangenen Arbeiten (Zeitschrift für physiologische Chemie) aufmerksam zu machen.

Schließlich soll hier, da es Jedermann bekannt ist, nur kurz angedeutet werden, daß die Eier, namentlich die der Vögel und Reptilien (Schildkröten), aber auch die der Fische (Rogen vom Hering, Karpfen, Hecht u. a., Kaviar) und mancher Wirbellosen (Krebse, Seeigel) äußerst wichtige und geschätzte Nahrungsmittel darstellen. Bei den Eiern der Vögel und Reptilien ist es vor allem der Dotter, der in Betracht kommt. Die Eier der Haushühner, Gänse und Enten, sowie der Rogen gewisser Störarten (Acipenser glaber, ruthenus, stellatus, Güldenstädtii, huso) sind von großer volkswirtschaftlicher Bedeutung, indem sich der Handelswert dieser Produkte auf einige Hundert Millionen Mark beziffert. Nimmt man die Samen und Früchte der Pflanzen hinzu, welche mit gutem Recht an dieser Stelle genannt werden können, so sieht man, daß die Natur mit denselben Dingen, die sie zur Heranbildung ihrer neu entstehenden Lebewesen schafft, zum großen Teile auch das Leben der bereits entwickelten Menschen und Tiere unterhält.

γ) Morphologisches Verhalten der Eier.

Mit dem folgenden beginnen wir einen der für die Entwickelungsgeschichte wichtigsten Teile unserer Darstellung. Wir zerlegen dieselbe in nachstehende Unterabteilungen: 1) eine eingehende Schilderung des anatomischen Baues der Eier im allgemeinen, 2) eine Schilderung der Eier der einzelnen Wirbeltierklassen, event. auch einzelner Ordnungen, woran eine kurze Besprechung der Eier der Evertebraten und Pflanzen sich anschließt.

Es folgt dann 3) eine Besprechung der inneren Struktur der Eier im Verhältnisse zum Gange ihrer Entwicklung. Kürzere Abschnitte über Varietäten und Besonderheiten, über Rückbildungen und pathologische Erscheinungen, über Zahlen- und Größenverhältnisse, sowie eine Angabe über die bisher versuchten Klassifikationen der Eier bilden den Schluß dieses Teiles.

1. Allgemeine Darstellung des Baues der Eier.

Wir haben bereits angegeben, daß die Eier in jeder Form und Ausbildung, in der sie uns in der gesamten Lebewelt, bei Pflanzen wie bei Tieren, begegnen, im wesentlichen **Zellen** sind. Dies geht ganz streng aus dem Anfang und Ende ihres Daseins, aus ihrer frühesten Entwicklung und aus ihrer Weiterbildung zum Embryo eines neuen Individuums hervor. Die Ureier sämtlicher Tiere sind ohne Ausnahme Zellen von einfachem typischen Bau, an denen man nur

die charakteristischen Bestandteile: den aus Protoplasma bestehenden Zellenleib, den Kern und in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle auch einen Kernkörper unterscheiden kann. Wenn nun auch im Laufe der weiteren Ausgestaltung der Ureier zu den Reifeiern bei vielen Tierordnungen und Pflanzen sehr komplizierte, zum Teil schwer verständliche Bildungen herauskommen, so läßt sich eines unter allen Umständen nachweisen, daß nämlich der Teil der Reifeier, welcher dem Ureie entspricht und von ihm klar und bestimmt abgeleitet werden kann, einzig und allein es ist, der durch seine fortgesetzte Teilung, den sogenannten Furchungsprozeß, in den Leib des jungen Embryo übergeht, diesen Leib bildet. Wenn dem Urei bei seiner Umgestaltung zum Reifei allerlei Dinge sich zugesellen, wie Nahrungsbestandteile (Dotter), Hüllen, Befestigungsstücke u. s. w., so werden diese entweder bei der Entwicklung des Eies zum Embryo wieder abgeworfen oder aufgelöst, oder von dem „Keime", von der Eizelle, wie wir das weiter ausgebildete Urei wohl am passendsten nennen, passiv mit in den Embryonalkörper hinübergenommen; der aktive Teil des Furchungsvorganges wird ausschließlich von dem geleistet, was an dem befruchteten (oder parthenogenetisch sich entwickelnden) Reifei die ursprüngliche Zelle, das Urei, darstellt. Der Dotter, sei er nun ganz oder zum Teil mit in die Furchungselemente hinübergenommen worden, schwindet später ganz, indem er von den jungen Embryonalzellen, beziehungsweise dem schon weiter entwickelten jungen Embryo oder Fötus als Nahrung aufgebraucht wird. Dies muß von vornherein besonders betont und hervorgehoben werden, wenn wir ein Verständnis des Baues der Eier in ihren mannigfaltigen Gestaltungen gewinnen wollen.

Wir betrachten demgemäß zunächst den Bau der Ureier, als derjenigen Gebilde, welche sich in der Entwicklungsreihe der Eier zuerst als solche erkennen lassen und das Wesentlichste sind, dann den der Eier im allgemeinen, ohne bei den letzteren darauf Gewicht zu legen, ob wir es mit Oocyten oder Reifeiern zu thun haben, da vielfach in der Tierwelt die Oocyten schon eine solche Ausbildung erlangen, daß sie von den Reifeiern kaum zu unterscheiden sind. Auf die Oogonien brauchen wir hier, bei der allgemeinen Beschreibung, nicht einzugehen, da sie in ihrer äußeren Erscheinung meist sich kaum von den Ureiern unterscheiden.

Die **Ureier** aller Geschöpfe — wir können wohl auch bei den Pflanzen von solchen reden — sind in der Regel ansehnliche, große, membranlose Zellen von kugliger oder doch sphäroider Gestalt mit großem, bläschenförmigem Kern und gut entwickeltem Kernkörperchen. Wahrscheinlich sind sie alle mit amöboider und lokomotorischer Bewegungsfähigkeit begabt, wie das von den Ureiern der Spongien und Cölenteraten festgestellt ist. In Fig. 59 erkennt man (bei „ei") Zellen, die sicher als Ureier anzusprechen sind, da sie sich als weibliche Geschlechtszellen unzweifelhaft ausweisen und zugleich die einfachsten Formen zeigen, denen man begegnet. Diese Zellen zeigen verschiedene Gestalt und sind auch in Bewegung begriffen gesehen worden, s. HAECKEL's Monographie der Kalkschwämme, Berlin 1872, Reimer, und F. E. SCHULZE (No. 706a, p. 260). Bei Cölenteraten machen derartige Zellen, von denen man sicher weiß, daß sie weibliche Keimzellen sind, Wanderungen auf verhältnismäßig große Strecken durch, bis sie zu ihrer endgiltigen „Reifungsstätte" — WEISMANN (723a) —,

der weiblichen „Gonade“, d. h. dem „Ovarium“ (Oophoron) gelangen, wo sie fortab seßhaft bleiben und sich weiter entwickeln.

Es ist natürlich ein scharfer Unterschied zwischen Geschlechtszellen in dem vorhin festgehaltenen Sinne — als noch nicht nach der männlichen oder weiblichen Seite hin sicher bestimmbarer Zellen — und Ureiern, der äußeren Form nach, nicht zu machen. Man kann erst von Ureiern, ebenso wie von Ursamenzellen (s. S. 160 ff.), sprechen,

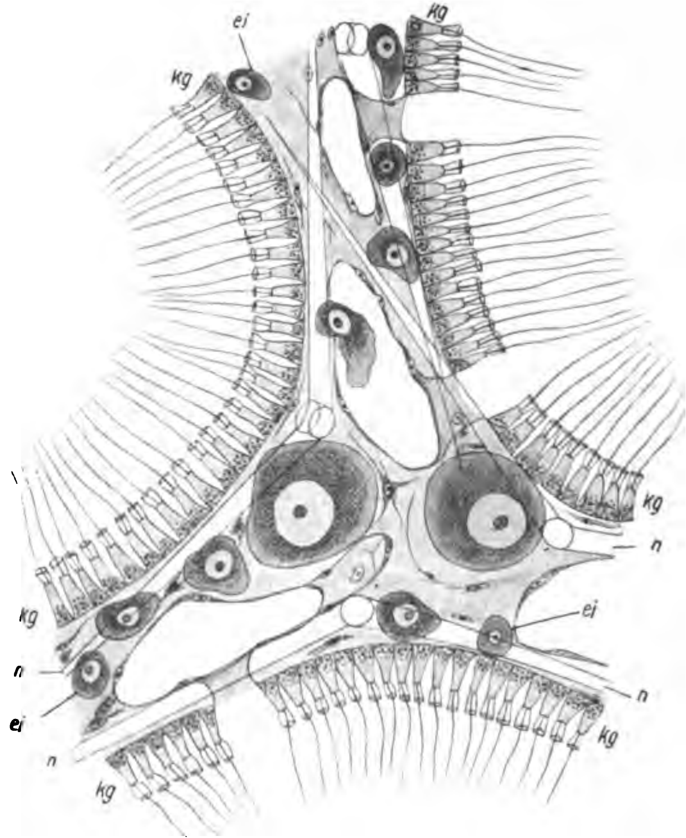


Fig. 59. Schnitt durch Sycandra raphanus Haeckel. Aus Korschelt-Heider (666a), Fig. 151, S. 295 nach F. E. Schulze (706a). Der Schnitt trifft einige Radialtuben mit dazwischen liegendem Mesoderm nebst Eizellen verschiedener Ausbildung. *ei* Ureier (m.); ein Teil davon zeigt Formen, wie sie bei amöboiden Zellen vorkommen. Außerdem zwei größere Eizellen (Oogonien oder Oocyten). *Kg* Kragengeißelzellen der Radialtuben, *n* Nadeln.

wenn man weiß, daß es sich um weibliche oder männliche Individuen handelt. Auch von gewissen Körperzellen sind bei den Poriferen die jüngsten Geschlechtszellen, oder auch die Ureier bez. die Ursamenzellen, nicht sicher zu unterscheiden, so daß man, wie u. a. F. E. Schulze es thut, die Ureier von Körperzellen der genannten Art abgeleitet hat. Wir müssen jetzt Zweifel darüber hegen, ob diese Auffassung zu Recht besteht, denn es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß überall die Ureier und die Ursamenzellen von „Geschlechtszellen“ abstammen.

Bei den Würmern werden die ersten sicher als Ureier bestimmbaren Zellen vielfach in der epithelialen Wandbekleidung des Cöloms gefunden, wo sie sich durch ihre Größe und rundliche Form auszeichnen. Bei einer großen Zahl anderer Würmer und bei den meisten Arthropoden liegen sie in dem blinden Ende der schlauchförmigen Eierstöcke, s. Fig. 60.

Man erkennt hier meist nur schwer die Zellengrenzen und Manche haben daher diese Stelle des Ovariums, das „Keimlager" oder „Keimpolster", für eine syncytiale Bildung angesprochen [1]). Dasselbe gilt auch für den Hoden dieser Tiere. Ich muß, so weit meine eigenen Erfahrungen reichen, mich gegen die Annahme eines Keim-Syncytiums

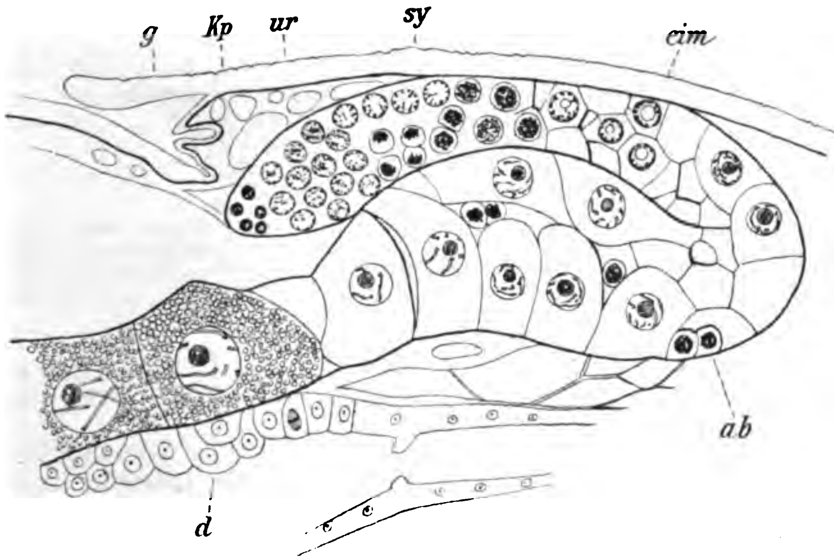


Fig. 60. Längsschnitt durch das Ovarium von Canthocamptus staphylinus (Copepoda) nach V. Haecker (653), Fig. 61, S. 96. *g.* Gelenk zwischen Cephalothorax und erstem freien Thorakalringe. *Kp.* Keimpolster, *ur* Zone der ruhenden Ureizellen (Haecker) — nach meiner Auffassung Oogonien — *sy.* Synapsis-Zone, *eim.* Eimutterzellen (Haecker) -Oocyten, *m.* — *ab.* abortive Eizellen, *d.* Darmwandung.

aussprechen. In Fig. 60 gehören die fünf kleinsten dunklen Kerne im blinden Ovarialende Ureiern an; die Zellgrenzen sind nicht gezeichnet.

Wenden wir uns zu den Vertebraten, so haben für Amphioxus Boveri (621) und Legros (667c) die Ureier beschrieben; sie erscheinen zuerst, wie bei allen Wirbeltieren, im Cölomepithel, und zwar in der wiederholt erwähnten charakteristischen Form.

Genaue Angaben haben wir über die Ureier der Selachier, insbesondere von Balfour (M 584—586), H. Ludwig (467), Semper

1) Das in neuerer Zeit vielfach gebrauchte Wort „Syncytium" rührt von E. Haeckel her. Er schlägt vor (in seiner Schrift „Ueber den Organismus der Schwämme und ihre Verwandtschaft mit den Korallen", Jen. Zeitschr. f. Medizin u. Naturw., Bd. 5, S. 207 [227]) das aus sekundär verschmolzenen Zellen bestehende Ektoderm der Kalkschwämme mit diesem oder mit dem Namen „Sarkodine" zu bezeichnen, zum Unterschiede von „Sarkode".

(M 2953), Swaen (M 596), A. Schultz (594 und 595), und vor allem neuerdings von A. H. Schmidt (542 und 543).

Man sieht in den beiden Abbildungen, welche hier aus Schmidt's Werk (nach Korschelt-Heider) wiedergegeben sind, in Fig. 61 D links ein unzweifelhaftes Urei zwischen den Ovarialepithelzellen liegen; rechts davon zwei größere Eizellen, von denen es zweifelhaft ist, ob man sie noch „Ureier“ nennen darf; sie sind im Begriffe, tiefer in das Eierstocksgewebe hineinzuwandern. Fig. 61 C zeigt ebenfalls eine schon ansehnlich große Eizelle, die jedoch noch im Epithel gelegen ist und um welche die Zellen des letzteren sich in der Weise gruppieren, wie es bei der Follikelbildung geschieht. Auch hier muß ich es, mangels bestimmter Charaktere, unentschieden lassen, ob noch ein Urei oder schon eine Oogonie vorliegt.

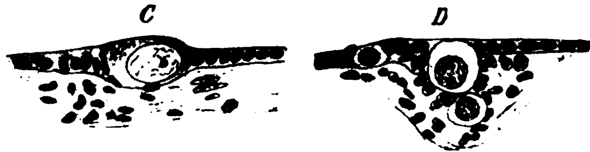


Fig. 61. *C.* Schnitt durch das Ovarium von Raja punctata; junge Eizelle (Urei? oder Oogonie?) im Keimepithel. *D.* Schnitt durch das Ovarium von Raja asterias; links ein Urei im Epithel, rechts zwei in die Tiefe rückende Oogonien. Beide Abbildungen aus Korschelt-Heider (666a), Fig. 187, p. 331 nach A. H. Schmidt, l. c.

Für die Teleostier führe ich insbesondere die Abhandlung von Jungersen an (M 2619); die Ureier sind hier anfangs auch isoliert zwischen den Cölomepithelzellen gelegen.

Die Ureier der Amphibien schildern neuerdings Gemmill (377) und Bouin (301, 302, 304); sie treten schon sehr frühzeitig in der jungen Geschlechtsdrüsenanlage auf, und zwar in unmittelbarem Anschlusse an das Cölomepithel (Keimepithel), von dem sie auch viele Autoren, wie s. Z. Waldeyer (591), Kolessnikow (447a), C. K. Hoffmann (M 2912) und neuerdings Bouin ableiten. Hier, wie fast überall, tritt aber die seit Nussbaum's Untersuchungen — s. w. u. „Geschlechtszellen“ — so wichtig gewordene Frage auf, ob sie nicht von besonderen Zellen, den Geschlechtszellen, abstammen. Von anderen Autoren, bei denen sich die Ureier der Amphibien besprochen finden, erwähne ich noch vor allem Götte, in dessen großem Werke über die Ent-

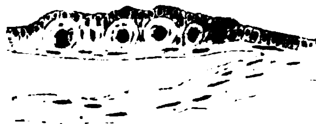






Fig. 62. Fig. 63. Fig. 64.

Fig. 62. Teil des Ovarialepithels von Hatteria punctata nach Osawa (507) Taf. XXIII, Fig. 5. Fünf Ureier verschiedener Größe; vielleicht sind die drei größeren auch Oogonien.

Fig. 63. Ovarialepithel von Tarsius spectrum nach Stratz (570), Taf. VII, Fig. 1. Links ein Urei; rechts unter dem Epithel einige zusammengelegene Oogonien.

Fig. 64. Ein Urei aus dem Ovarialepithel von einem neugeborenen Mädchen. Originalpräparat. Starke Vergrößerung.

wicklungsgeschichte der Unke (M 62 und 63), ferner SPENGEL (M 2955) und SEMON (M 2911 und 2952).

Von Ureiern der Amnioten mögen noch einige Abbildungen gegeben sein, so Fig. 62 von Hatteria, Fig. 63 von Tarsius spectrum und in Fig. 64 vom Menschen.

Die Ureier der Reptilien besprechen insbesondere BRAUN (M. 2899), C. K. HOFFMANN (M. 2913) und neuerdings G. OSAWA (507) von Hatteria punctata. Von letzterer Art hatte ich gleichfalls Gelegenheit mehrere von THILENIUS sehr gut konservierte Eierstöcke zu untersuchen. Ich kann die Schilderung OSAWA's, demzufolge die jüngsten Ureier sich in der Größe nur wenig von den benachbarten Ovarial-Epithelzellen unterscheiden, bestätigen. Sie fallen durch ihre rundliche Form, und, wie ich finde, auch durch ihre größere Helligkeit auf. Der Kern zeigt nach OSAWA's Angabe in Hämatoxylin eine gute Färbbarkeit, und man sieht an Hämatoxylin-Eosinpräparaten in der Nähe des Kernes (Keimbläschens) ein etwas stärker gefärbtes

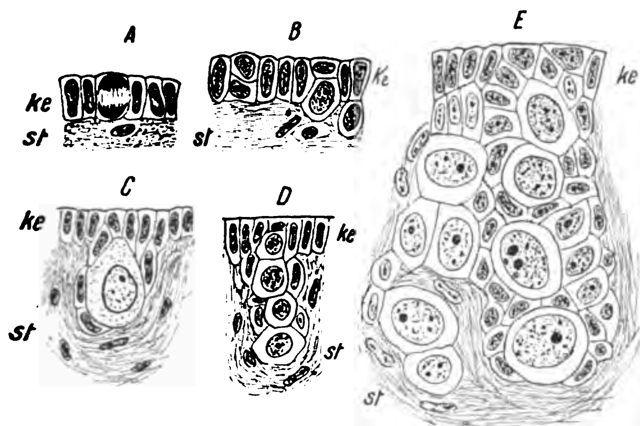


Fig. 65 A—D. Schnitte vom Ovarium eines neugeborenen Kaninchens nach BÜHLER (313). *ke* Keimepithel, *st* Stroma des Eierstockes. A zeigt eine mitotische Figur innerhalb des Keimepithels. In B sieht man an zwei Stellen übereinandergeschichtete Zellen im Keimepithel, an einer Stelle ist die untere Zelle, Urei, größer als die obere, daneben eine gleichgestaltete, in die Tiefe gerückte Zelle. In C eine größere Eizelle, mit herabgerückten Keimepithelzellen, in D eine Reihe in die Tiefe gewanderter Zellen.

Protoplasma. Ein sicher als solches anzusprechendes Kernkörperchen habe ich in den Ureiern nicht gesehen; auch bildet OSAWA keine Nucleolen aus diesem Stadium ab (vgl. weiter unten, Ureier von Säugetieren). Fig. 62 zeigt rechts zwei Ureier, links drei größere Eier, um welche die Epithelzellen sich bereits follikelartig zu gruppieren beginnen; man kann nicht mit Bestimmtheit sagen, ob auch diese noch Ureier sind.

Die Verhältnisse bei den Vögeln erweisen sich als ganz ähnlich. Man wolle hier die Arbeiten von BORNHAUPT (620), BORSENKOW (M. 2898), HIS (418), C. K. HOFFMANN (M. 3521), JANOŠÍK (663), WALDEYER (591) und insbesondere von v. MIHALKOVICS (674 u. 674 a) und SEMON (M. 2951 u. 2952) vergleichen. Für Abbildungen ver-

weise ich auf Fig. 50, Taf. V (591) = Fig. 66 hier, welche Zeichnung auch in STRICKER's Handbuch der Gewebelehre, (p. 566) und in O. HERTWIG's weitverbreitetes Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte, 7. Aufl. (p. 419) aufgenommen worden ist.

Ueber die Ureier der Säugetiere finden wir Angaben bei E. VAN BENEDEN (288), BORN (298 a), BÜHLER (313), COERT (627), FOULIS (M. 1874. 1875), HARZ (M. 1879). v. KÖLLIKER (448—451), v. MIHALKOVICS (l. c.), NAGEL (M. 1897, M. 2929, M. 2930, ferner 492—495), PFLÜGER (517), STRATZ (569, 570), WALDEYER (l. c.) und insbesondere jüngst bei v. WINIWARTER (609). Ueber die Ureier des Menschen äußern sich am eingehendsten W. NAGEL (ll. cc.), und neuerdings WENDELER (596) und v. WINIWARTER (l. c.).

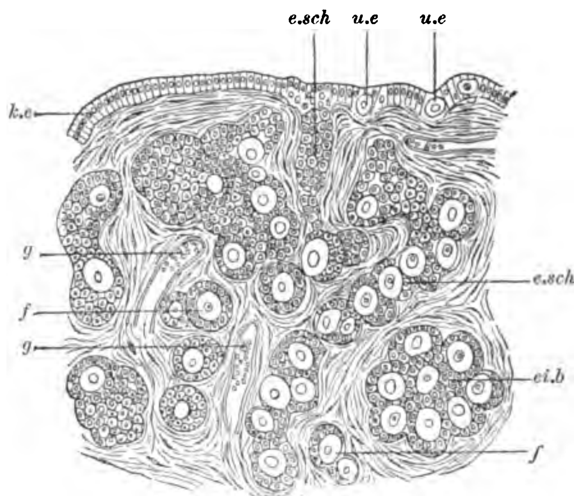


Fig. 66. Teil eines Schnittes durch das Ovarium eines neugeborenen Kindes nach WALDEYER in STRICKER's Handbuch der Gewebelehre, Artikel: „Eierstock und Nebeneierstock"). *k.e* Keimepithel, *e.sch* Eischläuche, *u.e* Ureier, *ei.b* Eiballen, *f* jüngste isolierte Follikel, *g* Gefäße.

Ich bilde in Fig. (63) nach STRATZ ein Urei von Tarsius spectrum ab und in Fig 64 ein solches vom Menschen isoliert, nach eigenem Präparat. Andere Abbildungen von menschlichen Ureiern geben NAGEL und WENDELER (l. c.).

Bis auf v. WINIWARTER's bedeutsame Mitteilung stimmen für die Ureier der Säugetiere und des Menschen sämtliche Angaben mit den vorhin über die Ureier der niederen Vertebraten gebrachten überein, wie sich aus den Figuren, insbesondere auch aus den hier mitgeteilten (63—66) ergiebt. Beim Kaninchen schildert BÜHLER eingehend unter Mitteilung klarer Abbildungen, wie durch Teilung von Zellen des Eierstocksepithels bei neugeborenen Tieren einerseits neue Zellen entstehen, deren Kerne größer werden und eine mehr rundliche Form annehmen. Andererseits behalten die neugebildeten Zellen die Form und Größe der Keimepithelzellen bei, d. h. sie erscheinen cylindrisch, mit ihrer Längsachse radiär (senkrecht) zur Oberfläche des Ovariums gestellt; ebenso stellen sich die länglichen Kerne dieser Zellen ein. Aus den neu entstehenden Zellen der ersteren Art mit den größeren rundlichen Kernen werden in ihrer weiteren Entwickelung unzweifelhafte Eizellen, wie sich aus der hier wiedergegebenen Figur BÜHLER's (Fig. 65) klar ergiebt. Besonders beachtenswert erscheint hierzu die Angabe BÜHLER's, daß bei denjenigen Teilungen, welche zur Bildung von Ureiern führen, die Teilungsebene parallel zur Eierstocksoberfläche liegt, so daß die beiden Tochterzellen sich übereinander schichten; die untere, unmittelbar dem Eierstocke aufliegende Zelle

ist es dann, welche zum Ureie auswächst (s. Fig. 65 B. u. D). Wenn die Teilungen so erfolgen, daß die Tochterzellen nebeneinander zu stehen kommen, dann behalten letztere ihre Eigenschaft als Keimepithelzellen.

Da man irgend einer Keimepithelzelle es noch nicht ansehen kann, ob sie einmal durch Teilung eine jüngste Eizelle, ein Urei, liefern wird, so sind wir gezwungen, erst jene etwas größeren helleren Zellen mit den mehr rundlichen Kernen als „Ureier“ anzusprechen. Das ist auch meine Auffassung gewesen, wie es aus Fig. 66, sich ergiebt. Auch v. KÖLLIKER, NAGEL, WENDELER und COERT bilden die Ureier so ab und beschreiben sie in derselben Weise, wie sie hier geschildert worden sind. Besonders gute Abbildungen liefern v. KÖLLIKER (451), NAGEL (l. c.) und WENDELER (l. c. Fig. 15). Alle Autoren leiten ohne Ausnahme die Ureier vom Keimepithel ab; die Frage, ob beim Menschen und bei den Säugetieren nicht auch besondere „Geschlechtszellen“ vorhanden wären, die sich zu den Ursamenzellen einerseits, zu den Ureiern andererseits fortentwickelten, ist bis jetzt kaum berührt worden; jedenfalls liegen noch keine Befunde und speciell hierauf gerichtete Untersuchungen vor. Nur COERT streift kurz diesen wichtigen Punkt, indem er sagt (p. 179): „Er bestaat geen aanleiding om te meenen, dat reeds in een zeer vroeg ontwickelingsstadium enkele weinige cellen van het, den geslachtsklieraanleg bedekkend, coeloomepithelium zouden zijn aangewezen, waruit uitsluitend alle later optredende geslachtsproducten hun oorsprong zouden nemen.“

Ich habe s. Z., obwohl ich im allgemeinen die Zellen des Keimepithels sich durch Teilung vermehren ließ, nicht angenommen, daß die Bildung eines Ureies jedesmal mit einem Teilungsprozesse einer Keimepithelzelle beginne; vielmehr war ich der Meinung, daß irgend eine beliebige Keimepithelzelle durch einfaches Auswachsen und durch einfache Umformung sich zu einem Urei ausbilden könne. In gleicher Weise sprechen sich NAGEL (vgl. z. B. No. 493, S. 46). WENDELER (l. c., s. p. 24 u. 26) und v. KÖLLIKER (l. c.) aus, wobei ja nicht ausgeschlossen ist, daß ein oder das andere Mal ein Urei sich direkt im Anschlusse an einen Teilungsvorgang entwickelt. Verstehe ich COERT recht, so ist er derselben Meinung; seine Ureier (oereier) sind nichts anderes, als weiter ausgebildete, differenzierte Keimepithelzellen.

Nach den Beschreibungen BÜHLER's (313) hingegen scheint es, daß die Bildung eines Ureies jedesmal durch einen Teilungsvorgang einer Keimepithelzelle eingeleitet wird; vgl. das vorher Gesagte und Fig. 65. Alle Autoren stimmen ferner darin überein, daß die Bildung der Ureier insbesondere im Keimepithel und in den unmittelbar unterhalb des Keimepithels gelegenen Zellenmassen des Eierstocks, den PFLÜGER'schen Schläuchen oder den Eiballen (WALDEYER, s. Fig. 66 *e. sch.* und *ei. b.*) statthat, indem auch die im Ovarialepithel vorfindlichen Ureier alsbald in die Tiefe sich versenken (Fig. 65). WENDELER (l. c.) schildert die menschlichen Ureier als rundliche, einer Kugel vergleichbare, auffällig durchsichtige Zellen. Auch die Ureikerne haben eine kuglige Gestalt, sie erscheinen durch starke Vermehrung des Kernsaftes wie aufgebläht. Das Kerngerüst ist weitmaschig, dessen Gerüstfäden und die Netzknoten färben sich

intensiv, während der Kernsaft meist völlig farblos und durchsichtig bleibt.

Sehr beachtenswert ist die von vielen Autoren ausdrücklich angegebene Thatsache, daß den Ureiern die Kernkörperchen fehlen.

So nenne ich Balfour (M. 1866), der wohl zuerst hierauf hingewiesen hat, und insbesondere Nagel (M. 2930). Auch den Keimepithelzellen fehlen die Kernkörperchen. In Fig. 66 sind in den im Keimepithel gelegenen Ureiern keine Kernkörper abgebildet; Wendeler erwähnt ihrer auch nicht. Wir kommen auf diesen Punkt zurück.

Durch die wichtige Arbeit v. Winiwarter's (609) ist es neuerdings zweifelhaft geworden, ob die im Vorigen beschriebenen Bildungen in der That als die Ureier der Säugetiere anzusehen sind? Zur Beantwortung dieser wichtigen Frage müssen wir Folgendes in Erwägung ziehen:

Wir definierten (p. 225) die Ureier als jene Geschlechtszellen, welche zuerst sicher als weibliche erkannt werden können. Wir nahmen ferner an, daß von den Ureiern sich durch Teilungen weitere Generationen von Eizellen entwickeln, die wir mit Boveri Oogonien nennen; wie viele Oogoniengenerationen es giebt, wissen wir nicht. Genug, es sind an solchen Zellen, wie die beschriebenen, in der That Teilungen mitotischer Form nachgewiesen worden.

So giebt Pflüger (517) an, bei der Katze die Teilung von Eizellen direkt beobachtet zu haben; Kölliker (Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte), Klebs (M. 1883, 1884), E. van Beneden (287) und Balfour (M. 1866) sprechen sich gleichfalls für Teilungen an den jüngsten Eiern aus. Man könnte diesen älteren Beobachtungen gegenüber Zweifel hegen, wie denn auch Bischoff (M. 1948), Waldeyer (591) und Nagel (M. 1996) sich gegen eine derartige Vermehrung ausgesprochen haben. Nach den Beobachtungen von Bühler (313) aber — vgl. insbesondere dessen Fig. 9 — von H. Rabl (523 b) und Wendeler (596) müssen alle Zweifel gegenüber einer Vermehrung der bis jetzt als Ureier angenommenen Zellen schwinden.

Man kann nun, dem Gesagten zufolge, das „Urei“ auch definieren als die erste Oogonie. Die Abkömmlinge der letzten Teilungsgeneration, die sich fortab nicht mehr teilen, nannten wir mit Boveri Oocyten I. Ordnung (Voreier m.). Dies alles bringe ich in kurze Erinnerung, um die durch v. Winiwarter's Befunde aufgeworfene Frage verständlich erörtern zu können.

v. Winiwarter (609) geht bei seiner Schilderung des Kanincheneierstockes aus von einem 18-tägigen Embryo. Der Eierstock eines solchen Embryos zeigt auf seiner Oberfläche ein mehrschichtiges — mindestens zweischichtiges — epitheliales Zellenlager, Keimepithel, von dem nach der Unterlage hin zapfenförmige Fortsätze von Zellmassen vordringen, die netzartig untereinander verbunden sind (Eiballen, Waldeyer).

Bei Kaninchenembryonen vom 23. Tage erscheint das Oberflächenepithel deutlich zweischichtig. Die Kerne der oberen Zellenlage färben sich im ganzen dunkler, sind von ellipsoider Form, stehen meist senkrecht auf der Eierstocksoberfläche und haben ihren längsten Durchmesser auch in dieser Richtung. Eine Kernmembran

ist kaum zu erkennen, das Kerngerüst ist von äußerster Feinheit; darin liegen, unregelmäßig angeordnet, einige größere Chromatinbrocken, die sich dunkel färben. Kernkörper sind nicht vorhanden. Man sieht in dieser Lage, welche dem Keimepithel entspricht, schon bei den jüngeren Embryonen von 18 Tagen und bei neugeborenen Tieren bis zum 2. Tage nach der Geburt mitotische Teilungsfiguren. Die Kerne der zweiten, tieferen Zellenlage, welche übrigens von der ersten nicht linear geschieden ist, sind etwas kleiner als die eben geschilderten, von mehr rundlicher Form und im ganzen heller. Ihre Kernmembran tritt deutlicher hervor, ebenso das Kerngerüst, in dessen Knotenpunkten Chromatinanhäufungen sich finden, insbesondere in der peripheren Kernzone; auch vereinzelte größere Chromatinbrocken nimmt man noch wahr. Im Inneren der von den Kerngerüstfäden umschlossenen Maschenräume findet sich noch das äußerst feine Gerüst der Kerne der ersten Lage. Nucleolen sind auch in diesen Zellenkernen nicht nachzuweisen. Mitotische Figuren sind in der tieferen Zellenschicht zahlreich vorhanden.

Unmittelbar an diese tiefe Zellenlage schließen sich die rundlichen oder mehr länglichen Zellenmassen an, welche sich in das Innere des Eierstocksstromas einsenken. In diesen Massen finden wir nur noch nahe der Oberfläche einzelne mitotische Figuren, weiter in der Tiefe nicht mehr; dagegen treten hier an den Kernen, die wir als die Kerne von Eizellen ansprechen müssen, sowie an den Leibern dieser Zellen selbst Wachstumserscheinungen auf mit Umformungen des Kernchromatins, wobei zugleich Nucleoli sichtbar werden. Es ist sonach klar, daß in diesen tieferen Schichten schon diejenigen Eizellen gebildet sind, die sich nur noch durch Wachstum verändern, die Oocyten I. Ordnung, daß also die Ureier in den beiden obersten epithelialen Zellenlagern gesucht werden müssen. v. Winiwarter bezeichnet die Kerne der obersten Zellenlage als „protobroche Kerne *a*“, die der zweiten als „protobroche Kerne *b*“, die tiefer gelegenen nucleolenführenden Kerne als „deutobroche Kerne“ [1]). Da nun, wie erwähnt wurde, die Ureier keine Kernkörperchen haben, so lautet die Frage: Sind die Zellen mit den protobrochen Kernen *a*, oder die mit den protobrochen Kernen *b* als Ureier anzusehen?

v. Winiwarter ist der Ansicht, daß das, was bisher von den Autoren als Ureier (bei den Säugetieren und beim Menschen, denn für einen von ihm untersuchten menschlichen Embryo hat er dieselben Ergebnisse zu verzeichnen) angesehen worden ist, und im vorhergehenden auch von uns so gedeutet wurde, daß das Zellen mit deutobrochen Kernen seien, die sich nicht mehr vermehren, sondern zu Reifeiern heranwachsen, mit anderen Worten, daß die bislang als Ureier gedeuteten Bildungen als Voreier, i. e. Ovocyten I. Ordnung, angesehen werden müßten (l. c. p. 114).

Seine Schlüsse baut v. Winiwarter in folgender Weise: Die Zellen mit protobrochen Kernen a und b sind die ersten, welche im Eierstocksepithel erscheinen. In den von der oberflächlichen Keimepithellage ausgehenden Zellenzapfen (Eiballen, Waldeyer) findet

1) Vom πρῶτος und βρόχος, Schlinge, Strick, Netz oder auch Netzmasche. „Noyaux protobroques“ a et b, „Noyaux deutobroques“ v. Winiwarter. δευτος ist eine willkürlich gebildete Abkürzung von δεύτερος.

man nur Zellen mit protobrochen Kernen a und Zellen mit deutobrochen Kernen. Die letzteren erleiden keine Teilungen mehr, und es läßt sich zeigen (durch Verfolgung der älteren Stadien), daß sie zu Reifeiern heranwachsen, wobei ihr Kern noch eine ganze Reihe successiver Aenderungen erleidet, worüber später (Kap. Eientwickelung) zu handeln sein wird. Die Zellen der Eiballen mit den protobrochen Kernen b werden, wie sich gleichfalls einwandsfrei zeigen läßt, zu Follikelepithelzellen. Da wir nun unter Oogonien diejenigen Eizellen verstehen, welche sich noch durch Teilung vermehren, so müssen dieselben unter den Zellen mit den protobrochen Kernen a und b gesucht werden, denn nur bei diesen finden mitotische Teilungen statt. Da die Zellen mit den deutobrochen Kernen sich nicht mehr teilen, sondern zu Eiern heranwachsen, so stellen sie, wie bemerkt, die Ovocyten I. Ordnung dar. Nun aber sind ferner diese deutobrochen Zellenkerne größer, rundlich von Gestalt und heller als die protobrochen, stimmen also mehr mit denjenigen Kerncharakteren überein, welche den Ureikernen der Autoren von allen Seiten zugeschrieben werden (p. 113—114 l. c.). Dazu kommt, daß nach BALFOUR und COERT die „Ureier“ bei Kaninchen-Embryonen desselben Alters (21—24 Tagen) erscheinen, bei denen v. WINIWARTER die Zellen mit den deutobrochen Kernen auftreten sah.

Angesichts der vorhin mitgeteilten Angaben der Teilungen von Ureiern muß, so scheint es mir, v. WINIWARTER zu dem Auswege greifen, daß es sich hier um ungewöhnlich große und helle protobroche Kerne gehandelt habe. Insbesondere verweise ich noch einmal auf H. RABL's Befunde bei der Katze (l. c.). RABL beschreibt in den hellen, rundlichen Zellen, welche er sowohl im Eierstocksepithel, als auch in den Eiballen, zahlreich fand, und als Ureier, Oogonien bezeichnet, unzweifelhafte Mitosen; es giebt also in der That junge Eizellen, welche die bisher von den Autoren den Ureiern zugeschriebenen Form aufweisen und die sich durch Teilung vermehren, wie es den Oogonien zukommt. Ist es richtig, was v. WINIWARTER meint, so muß man diejenigen Bildungen, welche man den Ursamenzellen zu homologisieren hat und zweckmäßig als Ureier benennt, unter den Zellen mit den protobrochen Kernen wahrscheinlich unter den Zellen mit den protobrochen Kernen a suchen; aber darunter wären sie dann nicht zu erkennen, wenn man mit v. WINIWARTER jene rundlichen helleren Elemente im Keimepithel schon als „Oocyten“ deuten will.

Es ergeben sich also in der sicheren Deutung derjenigen Zellen, welche man beim Eierstocke den Ursamenzellen zu homologisieren hätte, den ersten Oogonien oder Ureiern, noch mancherlei Schwierigkeiten, die nur durch wiederholte und verfeinerte Untersuchungen zu überwinden sein werden. Die Frage nach der Existenz besonderer Geschlechtszellen spielt natürlich auch hier hinein, und müssen wir daher bei Besprechung dieser letzteren und bei dem Vergleiche zwischen Spermiogenese und Oogenese nochmals auf diese Dinge zurückkommen. — Hier sei nur noch kurz bemerkt, daß nach REGAUD (222 I, p. 353) die „cellules à noyau poussiéreux“, welche ich für die Ursamenzellen ansehe, sich in Bezug auf die Struktur ihrer Kerne genau so verhalten, wie die Zellen mit den protobrochen Kernen a; auch entbehren sie eines Nucleolus. — SCHÖNFELD (231) hingegen schreibt diesen Zellen ein deutliches Kernkörperchen zu und bildet es wiederholt ab. — Es ist endlich klar, daß, wenn die WINI-

WARTER'sche Ansicht für die Ureier der Säugetiere richtig ist, sie auch für die übrigen Ureier, wenigstens für die der Wirbeltiere, gelten dürfte.

Bau der weiter entwickelten Eier: Oocyten und Reifeier. Indem die Ureier durch die verschiedenen Generationen der Oogonien sich zu den Oocyten entwickeln, treten sie mit diesen in ihre Wachstumsperiode ein und erlangen mit dem Ende derselben ihre endgültige Größe und Ausbildung. Mit der Ausstoßung der beiden Polocyten gewinnen sie ihre Befruchtungsfähigkeit, ändern aber damit an ihren erreichten Form-, Größen- und Bauverhältnissen, kurz an ihrem Gesamthabitus kaum noch etwas. Handelt es sich um abzulegende Eier, so gewinnen diese, wie schon vorhin bemerkt, beim Legevorgange noch eine Reihe von Hüllen und sonstigen Vorrichtungen, die zum Schutze und zur Befestigung dienen. So nehmen wir in diesen Abschnitt, welcher den Bau der zur Befruchtung entwickelten, völlig ausgebildeten Eier zu schildern hat, alles dieses auf und besprechen die reifen Eier in ihrer äußeren Erscheinung, wie in ihrem Bau im allgemeinen, unter Einschluß der genannten Legehüllen.

Weitaus die meisten Eier haben, wie gleichfalls erwähnt wurde, eine Kugelform, oder eine der Kugelgestalt genäherte sphärische Form; insbesondere trifft dies zu für alle kleinen Eier und für solche, welche im Mutterkörper verbleiben; die letzteren werden ja, wie begreiflich, stets auch zu den kleinen Formen gehören, da sie nicht mit viel Dotter und Hüllen bepackt zu werden brauchen. Die größeren Eier, welche abgelegt werden, nehmen eine verlängerte, ellipsoidische oder diejenige charakteristische Form an, welche wir zumeist beim Vogelei finden, und die von daher ihren Namen hat, die ovoide, mit einem spitzeren und einem stumpferen Pole versehene. Hierbei dürfte es sich in beiden Fällen um eine Anpassung an das Legegeschäft handeln. Die ellipsoidischen Eier finden wir vor allem bei den Insekten; ich verweise u. a. hier auf die allgemein bekannten Eier der Dipteren.

Sehen wir von den Hüllen ab, so ist das darin steckende Ei, Oocyte oder Reifei, von weicher Konsistenz, entsprechend seiner Zellnatur: die dotterreichen Eier sind, wie bekannt, fast zerfließlich weich. Eine stärker entwickelte Zellmembran (Dotterhaut) giebt aber den Eiern, namentlich den kleinen, oft eine große Elastizität und Widerstandsfähigkeit.

Die sehr verschiedene Färbung der Eier beruht entweder im Dotter, der meist gelblich in hellerer oder dunklerer Schattierung ist — siehe Abschnitt: Chemische und physikalische Beschaffenheit der Eier —, aber auch bläulich oder blaugrünlich erscheinen kann, wie bei der Tellerschnecke, Patella, selbst violett, wie bei einem von GRENACHER beschriebenen Cephalopodenlaich (Teuthisart?), oder sie liegt in einem dem Ooplasma beigegebenen Pigmente (dunkle Eier vieler Batrachier, Frösche z. B. und mancher Fische (Störe), oder endlich sie liegt in der Schale, wie wir das von den so mannigfaltig gefärbten Vogeleiern wissen. Vgl. hierzu den soeben angezogenen Abschnitt.

Die Größe der Eier ist eine sehr verschiedene, wie einleuchtet, wenn wir die Ausmaße eines Menscheneies mit dem eines Straußen- oder Aepyornis-Eies vergleichen, selbst wenn wir bei den letzteren Eiern nur das nehmen, was vergleichbar ist, das Gelbei in seiner Dotterhaut. Genauere Angaben geben wir am Schlusse dieses

Kapitels. Hier sei nur noch erwähnt, daß die Reifeier im allgemeinen weitaus die größten tierischen Zellen darstellen.

Es giebt indessen auch gewisse Nervenzellen, die den Säugetiereiern und Mencheneiern an Größe nicht nachstehen. So hat, nach den Messungen von G. FRITSCH, Lophius piscatorius Nervenzellen von 0,1—0,2 mm Durchmesser mit Kernen von 70 μ und Nukleolen von 35 μ; die beiden elektrischen Nervenzellen von Malopterurus electricus stehen diesen kaum nach (G. FRITSCH). Größere Zellen noch von 1—1,5 mm Durchmesser fand CHUN in den blinddarmförmigen Anhängen der Luftsäcke bei den Siphonophoren; die Kerne dieser Zellen sind, wenn sie gefärbt sind, leicht mit freiem Auge zu sehen.

Die nunmehr genauer zu schildernden morphologischen Bestandteile der Eier, welche S. 225 schon kurz aufgeführt wurden, geben wir zunächst in einer tabellarischen Zusammenstellung, um die Uebersicht über den Gang der Beschreibung zu erleichtern. Wir haben am Ei:

a) Den Eileib, Ooplasma (KORSCHELT-HEIDER) mit α) dem Keim oder Eiprotoplasma und β) dem Deutoplasma (Dotter, vitellus),
b) das Keimbläschen, vesicula germinativa (Eikern) mit dem Keimfleck, macula germinativa (Kernkörper),
c) den Dotterkern, nucleus vitellinus, (Sphaere, Centrosom) nebst den Centriolen (Centralkörperchen).
d) die Eihüllen, involucra ovorum und Befestigungsstücke. Die Hüllen zerfallen (nach KORSCHELT-HEIDER) in α) primäre Dotterhaut, membrana vitellina), β) secundäre (Chorion) γ) tertiäre (Eiweißhüllen, Gallerthüllen, Schalenbildungen, Coconbildungen).

a) Eileib, Ooplasma. Der Eileib ist, wie wir gesehen haben, bei den jüngsten als solche erkennbaren Eiern, den Ureiern, ein echtes, reines Zellprotoplasma und von dem Protoplasmaleibe anderer Zellen mit unseren jetzigen Hilfsmitteln nicht zu unterscheiden. Bei denjenigen Eiern, welche wenig Dotter ausbilden und aufspeichern, behält er diese Beschaffenheit im großen und ganzen bei.

Solche Eier mit wenig Deutoplasma finden wir bei den Poriferen, bei den Tricladen, Rhabdocölen und gewissen Trematoden, bei den Orthonectiden, bei einigen Oligochäten (Lumbricus z. B.), bei den meisten Echinodermen, bei den viviparen Aphiden und bei einigen oviparen Hymenopteren, wie den Pteromalinen, die ihre Eier in die Leibeshöhle anderer Insekten ablegen und bei den Ascidien. Die Eier vieler Säugetiere sind im Verhältnisse zu ihrer Größe ziemlich dotterreich. Das Ei des Menschen ist ein dotterarmes, aber protoplasmareiches. Die Tricladen, Rhabdocölen und die betreffenden Trematoden, so wie die Pteromalinen dürften die dotterärmsten Eier liefern. Bei den genannten Plattwürmern, liegen 1 oder 2 Eizellen, von vielen dotterführenden Zellen, Dotterzellen, umgeben, in einer Hülle; das ganze stellt also einen Cocon dar und man kann das Gebilde füglich nicht mehr ein Ei nennen, wie es indessen auch wohl üblich ist. Erst wenn die Entwickelung beginnt, zerfallen die Dotterzellen und werden von dem sich entwickelnden Embryo verzehrt. So lange die Eizellen dieser Tiere, obwohl sie Reifeier darstellen, nicht zur Entwickelung gelangen, erhalten sich auch die Dotterzellen intakt; solche Eizellen sind nun fast ganz frei von Dotter. Auch bleiben die hier aufgezählten Eier stets

klein, so daß sie sich, wenn man von Kernveränderungen absieht, nur wenig von Ureiern unterscheiden.

Eine einschneidende Aenderung erfährt das Ooplasma durch die Aufnahme größerer Dottermassen. Die Dottersubstanzen erscheinen als körperliche Elemente, Dotterkörper, zuerst in Form sehr kleiner Kügelchen von mehr oder minder starker Lichtbrechung, und zwar häufig in der Nähe des Kerns; diese Kügelchen wachsen heran und können eine recht ansehnliche Größe erreichen. Es ist klar, daß infolge dieser Einlagerung das ursprüngliche Protoplasma eine netzförmige, oder wabenförmige Anordnung erhalten wird, die je nach Zahl, Größe und Verteilung der Dotterelemente verschieden ist.

Die Dotterkörper sind im wesentlichen — vgl. die chemischen Angaben S. 231 — aus Eiweißstoffen gebildet und zeigen eine verschiedene Konsistenz vom Zähflüssigen bis zum Festen. Dazu treten fettartige Substanzen und, namentlich bei den Knochenfischen (s. Fig. 57) und verschiedenen Wirbellosen, echte Fetttropfen, sogenannte Oeltropfen, die mitunter eine bedeutende Größe erreichen; so liegt u. a. bei vielen Entomostraken inmitten des Dotters eine auffallend große Fettkugel. Die chemische Beschaffenheit der Dotterkörper ist nicht immer, vom Beginne ihrer Entwickelung an, die endgiltige; es gehen öfter Vorstufen voraus, welche als „Vitellogene“ oder „Prolecithe“ bezeichnet werden. Weitere Angaben über das chemische Verhalten der Dotterkörper lasse ich noch folgen.



Fig. 67. Dotterelemente von Torpedo ocellata (nach J. Rückert [534] Fig. 20). Grobe Dotterkörper und feine Dotterkörner; Zerfall der groben Dotterkörper in feine.

Abgesehen von der Kugelform, wie wir sie insbesondere im Vogeldotter finden, zeigen die Dotterkörper sich in der Gestalt von Schollen, Cylindern und rundlich-eckigen Figuren, insbesondere in den Eiern von Selachiern, einigen Knochenfischen (Cyprinoiden) in jüngeren Stadien und Amphibien. Vielfach wird auch, insbesondere für Amphibien und Fische, eine Plättchen- oder Täfelchenform, die an Krystalle erinnert, angegeben. O. Schultze (547a) und R. Fick (363) stellen dies aber für Amphibien in Abrede; die Dotterkörper sind hier ähnlich gestaltet, wie bei den Selachiern (Fig. 67); diese Körper können aber in Plättchen zerfallen.

Krystalloide oder gar Krystalle, wofür sie Radlkofer (523 d) erklärt hat, sind die krystallähnlichen Dotterplättchen, falls sie überhaupt vorkommen, aus dem Grunde nicht, weil sie keine Doppelbrechung zeigen, was bei echter Krystallnatur der Fall sein müßte, da ihre Form sie zu den irregulären Krystallen stellen würde. Nur die regulären Krystalle zeigen bekanntlich keine Doppelbrechung. Vgl. hierzu v. Ebner (351) und Rückert (534).

v. Ebner hat jüngst (351) den interessanten Befund von Krystallen des regulären Systems (ohne Doppelbrechung) im Ooplasma von Cervus capreolus mitgeteilt, die aus einer Globulinsubstanz bestehen. Es handelt sich hier also um echte Eiweißkrystalle. In Eiern anderer Säugetiere wurden solche bis jetzt noch nicht gefunden.

Krystalloide Körper, ähnlich denen von Reinke u. A. im Hoden beschriebenen Bildungen, erwähnt van Bambeke in den Eiern von Pholcus phalangioides Fuessl (Araneinen), und zwar sowohl im Ooplasma wie auch, allerdings nur in geringerer Zahl, im Keimbläschen und Keimflecke. O. Hertwig (416b) beschreibt eigentümliche spindelförmige Körper im Dotter, O. Schultze bei Amphibien hämatoidinähnliche Krystalle.

Eingehend schildert Rückert die Dotterkörper der Selachier, hauptsächlich bei Pristiurus und Torpedo. Es ist hier ein grober und feiner Dotter zu unterscheiden. Die großen Körper des groben Dotters sind niedrige prismenähnliche oder cylindroide kurze Scheiben, welche scheinbar von einer Art hellerer Hüllsubstanz umgeben werden. Dieses kommt nach Rückert daher, daß die eine schmalere Fläche der kurzen Cylinderstücke sehr viel stärker lichtbrechend ist als das gegenüberliegende breitere Ende und daß die so beschaffenen Dotterplättchen, wenn sie frei schwimmen, immer das stärker lichtbrechende Ende nach oben kehren. Beim Blick auf diese schmaleren Enden sehe man nun stets auch die überragenden schwächer lichtbrechenden Teile, und so wurde der Anschein eines helleren Mantels erweckt. Der feinkörnige Dotter besteht aus viel feineren rundlichen Elementen, den „Dotterkörnern", wie Rückert sie im Gegensatze zu den groben „Dotterplättchen" nennt; die letzteren gehen aber durch Zerfall in die Körner über. Der feine Dotter umgiebt zunächst den Keim ringförmig, dann aber schiebt er sich zugeschärft von allen Seiten her unter den Keim und in Form eines Cylinders oder Kegels, der ein Stück groben Dotters umschließt, in den letzteren nach unten (die Keimscheibe oben gedacht) hinein. Feiner Dotter wird auch im Innern des Keimes selbst gefunden, indem eine dichte Durchsetzung des Keimprotoplasmas mit feinsten Dotterkörnern — die noch meßbaren haben 1—2 μ — besteht, so daß das Protoplasma fast ganz verdeckt wird. Bei der Furchung werden diese letztgenannten Dottermassen mit in den Furchungsprozeß einbezogen.

Abweichend von Rückert nimmt His (420a) um die groben Dotterkörper der Selachier thatsächlich eine Hüllsubstanz an, und zwar eine doppelte, eine innere resistente Haut und eine äußere hyaline Substanz. Auch darin differiert His von der vorstehend mitgeteilten Beschreibung. daß er den feinkörnigen Dotter Rückert's, der den Keim zunächst umgiebt, noch mit Keimprotoplasma durchsetzt sein läßt.

Anders verhalten sich die Dotterelemente bei den Vögeln, wo sie insbesondere von Foster und Balfour (639a) und W. His (418 u. 420a) genau beschrieben sind. Auch hier sind zweierlei Dottermodifikationen zu unterscheiden, der gelbe und der weiße Dotter, von denen man den ersteren dem groben Dotter der Selachier, den zweiten dem feinen vergleichen kann. Der gelbe Dotter besteht aus großen 25—100 μ messenden Kugeln, die wieder unzählige feinste Körnchen enthalten, so daß sie wie bestaubt aussehen (s. Fig. 68 *A*).

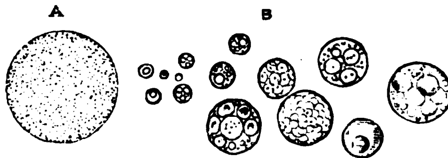


Fig. 68. Dotterkörper vom Hühnerei nach Balfour aus O. Hertwig's Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte, 7. Aufl., Fig. 10: *A* Dotterkugel des gelben Dotters. *B* Dotterkugeln des weißen Dotters verschiedener Größe und Entwickelung mit ihren Inhaltskörpern.

Die Kugeln des weißen Dotters (s. Fig. 68 *B*) sind sehr verschiedener Größe, von allerfeinsten punktförmigen Körpern an bis zu Körpern fast von der Größe der gelben Dotterkugeln; sie sind heller als die gelben Dotterkugeln und führen je nach ihrer Größe ein oder mehrere stark lichtbrechende kugelige Gebilde als Inhaltskörper. Die Haupt- oder Hüllmasse der Kugeln ist eine zähflüssige Eiweiß- (Vitellin-) Lösung, die Inhaltskörper dagegen sind festere Massen von strahligem Bruch und enthalten vakuolenartige Innengebilde.

His (420a), dem ich diese und die folgenden Angaben entlehne, bringt für die Kugeln des weißen Dotters, sowie für alle im Eidotter auftretenden hellen Kugeln, ob mit oder ohne Einschlüsse, den Namen „Dottercytoide" im Vorschlag[1]). — Salzsäure löst die Hüllmasse und läßt die Inhaltskörper aufquellen. Es giebt auch leere Cytoide, die, wenn sie zwischen trüben Dottermassen gelegen sind, den Anschein heller Vakuolen bieten. Daß sie zu den festeren Inhaltskörpern in genetischer Beziehung stehen, ist wohl sicher; nur wissen wir nicht, ob letztere der hellen Cytoidhülle den Ursprung geben oder ob sie sich umgekehrt aus dieser Hüllmasse bilden. Wichtig ist, daß die Inhaltskörper, namentlich bei sich entwickelnden Eiern, in kleinere Körner zerfallen, und daß auch die Hüllmassen sich lösen, so daß die Körner frei werden und nun massenweise von den jungen Zellen des Keimes aufgenommen werden. So gestaltet sich denn die Ernährung des jungen Embryo durch den Dotter zu einer phagocytischen.

Bemerkt mag noch werden, daß es oft Schwierigkeiten macht, eine mit Dotterkörnern vollgeladene Keimzelle und ein stark körniges Dottercytoid zu unterscheiden. Man wird insbesondere auf die Anwesenheit, bezw. das Fehlen eines Kerns zu achten haben.

Die großen gelben Dotterkugeln sind viel empfindlicher gegen Reagentien als die Dottercytoide. Bei Wasserzusatz zerfallen sie sofort in feine dichte Körnermassen; in stärkeren Kochsalzlösungen (über 1 Proz.) lösen sie sich auf; da die Cytoide erhalten bleiben, kann man so den gelben von dem weißen Dotter trennen.

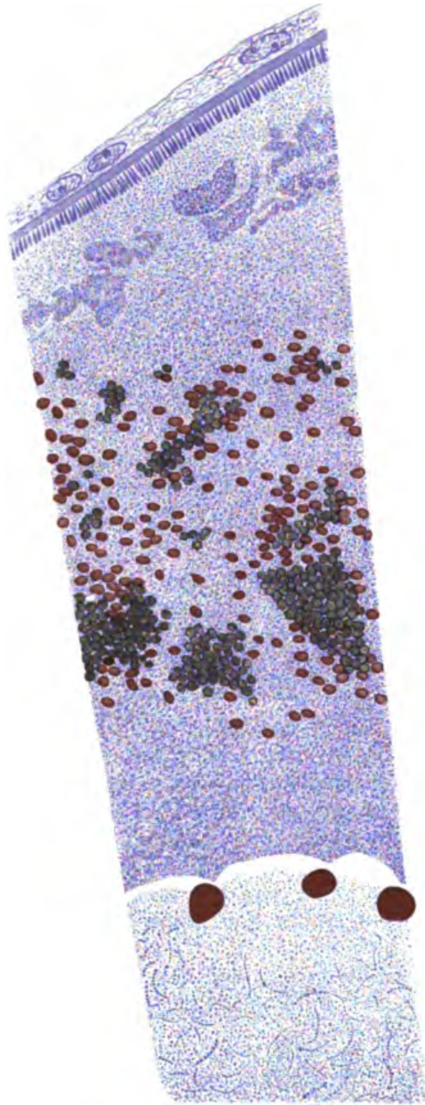
Es wurde bereits bemerkt, daß die Hüllmasse der Cytoide eine Vitellinlösung sei; auch die Dotterkörper der Amphibien u. a. bestehen aus Vitellin und verhalten sich ganz wie die gelben Dotterkugeln, indem sie in Kochsalzlösungen gelöst werden. Die Vitellinsubstanz der Cytoide muß jedoch nicht völlig die gleiche sein, da sie sich in Kochsalzlösung nicht löst. Das Vitellin enthält nun das betreffende Lecithin und einen nucleinähnlichen phosphorreichen Körper, wozu noch ein Teil des Fettes mit den früher genannten Salzen tritt; alles dieses ist im Vitellin zusammen gebunden.

Schon Miescher machte darauf aufmerksam, daß das „Eiernuclein" nicht identisch sei mit dem Nuclein der Zellkerne; neuerdings haben

---

1) His wählt diesen Ausdruck, weil diese Gebilde der Einschlußkörper wegen, die an Kerne und Kernkörper erinnern, mehrfach für Zellen gehalten worden sind, so von Schwann, Reichert, Coste und seiner Zeit von His selbst. Letzterer hat jetzt diese Ansicht aufgegeben. Neuerdings ist sie in etwas abgeänderter Weise von Lavdowsky und Tischutkin (457) wieder aufgenommen worden. Die weißen Dotterelemente werden von ihnen „Dottercyten", ihre Inhaltskörper „Dotterkugeln", die gelben Dotterelemente „Dottersegmente" genannt. Die Dottercyten sollen aus den Dottersegmenten hervorgehen und, obwohl selbst keine vollkommenen Zellen, doch den Zellen der jungen Embryonalanlage ihren Ursprung geben.

KOSSEL und seine Schüler darüber weitere Untersuchungen angestellt und gezeigt, daß das Eiernuclein zu den von KOSSEL sog. „Paranucleinen“ gehört; während der Entwickelung geht aber höchst wahrscheinlich das echte Nuclein der Kerne der Embryonalzellen aus dem Dotterparanuclein hervor. Die eisenhaltige Substanz, von der vorhin bei Aufzählung der chemischen Bestandteile der Eier die Rede war, gehört auch zu diesen Paranucleinen und ist von BUNGE (315) gefunden worden. Beim Zerfalle der Dotterkörper, welcher zur Bildung von Scheiben und Körnchen führt oder durch Vacuolenbildung eingeleitet wird, zeigt sich unter Umständen ein gelbrötlicher Farbstoff; man hat diesen, wie S. 231 bemerkt, sowie das Eisen mit der Bildung von Blutfarbstoff in Verbindung gebracht.



Es fragt sich, ob die Dotterkörper Membranen haben oder nicht? HIS (420a) scheint Membranen anzunehmen; er spricht wiederholt von „Blasen“, von mit „Flüssigkeit gefüllten Blasen“, vom „Platzen“ dieser Blasen, von einer „resistenteren Haut“ als innerer Hülle der Dotterkörper der Selachier und von einer „zarten membranösen Hülle“ bei den Vogeldotterkörpern. FOSTER und BALFOUR (639a) sprechen den letzteren eine Membran mit Bestimmtheit ab. Ich vermag mich gleichfalls nicht von dem Vorhandensein einer solchen zu überzeugen; es lassen sich auch alle Erscheinungen an den Dotterkörpern, selbst das „Platzen“, ohne Annahme einer Membran erklären.

Fig. 69. Segment eines Eies von Triton taeniatus. (BENDA präp., Frl. E. MAGEN del.) ZEISS $^1/_{12}$ homog. Immers. Oc. 4. — Von oben nach unten folgen: 1. das abgeplattete Follikelepithel, 2. die Dotterhaut, 3. die deutlich aus Stäbchen zusammengesetzte Zona radiata, 4. eine hellere Rindenschicht, 5. eingesprengte dunklere Dottermassen, 6. Zone mit (gefärbten) Dotterkörpern, 7. Zone ohne solche Körper, 8. das von einem hellen Hofe umgebene Keimbläschen mit 3 größeren dunklen Körpern (Keimflecken), feinen Körnchen und fadenförmigen, aus strich- und punktförmigen Körperchen zusammengesetzten Gebilden, Gerüststrängen. Die feinen blauen Pünktchen, namentlich in der Rindenlage des Dotters sind Mitochondria. Die Körnchen im Keimbläschen gehören nicht dahin.

Die Dotterelemente der Reptilien sind ähnlich den Dottercytoiden der Vögel; nur zeigen die Inhaltskörper eine schwächere Lichtbrechung.

Bei den Knochenfischen finden wir, insbesondere bei Cyprinoiden, in jungen Eiern sogenannte Dotterplättchen (HIS 419 u. 420a); bei den reifen Eiern stellt der Dotter eine klare, konzentrierte Vitellinlösung — so darf man wohl sagen — dar. HIS setzt diese Dotterflüssigkeit einer Salzlösung von Dotterplättchen gleich.

Die Dotterkörper der Amphibien wurden schon vorhin nach den Angaben von O. SCHULTZE und R. FICK erwähnt. Ich verweise auf die Abbildungen Fig. 69 und 70. Die Körper sind dort (künstlich) gefärbt.

Die Stellung dieser sämtlichen Dotterkörper zur Eizelle kann wohl mit der von Aleuronkörnern oder Stärkekörnern im Pflanzenreiche verglichen werden (HIS 420a); sie sind „organische“ Bildungen, denen eine ernährende Funktion zukommt, die sich während der Entwicklung geltend macht; sie sind jedoch nicht organisiert, führen kein eigenes Leben. Schon JOHANNES MÜLLER hat den Vergleich mit den Stärkekörnern hingestellt (s. bei LEYDIG, Lehrbuch der Histologie, S. 509).

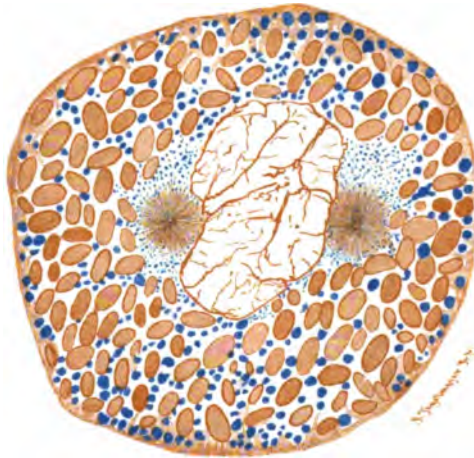


Fig. 70. Blastomere von Triton taeniatus aus der ersten Furchungszeit. In der Mitte der helle Kern mit Gerüststrängen, zu beiden Seiten je eine Sphäre mit einem Centriol und Strahlung, rings umgeben von blau gefärbter Mitochondria. Weiter peripher das Ooplasma mit den gelbgrünlichen Dotterkörpern und osmierten Fettpartikeln dazwischen. BENDA praep. et delin. Vergr. 800.

Bei den übrigen Tieren, insbesondere den Säugetieren, stellen die Dotterelemente kleine, stark lichtbrechende Körnchen oder Kügelchen dar, die bei der Untersuchung mit durchfallendem Licht das ganze Ei dunkelkörnig erscheinen lassen, so daß dadurch andere Teile des Eies, wie z. B. das Keimbläschen u. a., oft gänzlich verdeckt werden.

Bei manchen Insektenarten finden sich auch schollenähnliche Körper.

Meist zeigt sich der Dotter gefärbt (vergl. das S. 231 und S. 243 Gesagte). Nur selten ist er farblos; seine Elemente, die Dotterkörper, sehen dann wie Vakuolen aus. Uebrigens trifft man auch zwischen gefärbten Dottermassen ungefärbte Dotterelemente an.

Wohl müssen von diesen Dotterfärbungen die echten Pigmentierungen des Ooplasma unterschieden werden, wie wir sie bei vielen Amphibieneiern finden, aber auch bei Ganoiden (Stör) u. a. Hier liegt ein körniges Pigment zwischen den Dotterelementen

und ist bei manchen Arten, z. B. beim Frosch, in der sogenannten animalen Hälfte, d. i. der, in welcher der Embryo zuerst sich anlegt, besonders stark angehäuft, so daß diese ein schwarzes Aussehen gewinnt und ohne weiteres unterschieden werden kann. Vgl. hierzu insbesondere O. SCHULTZE (547a) und R. FICK (363).

Von nicht geringem Interesse ist der von BENDA (38 u. 616b) gelieferte Nachweis, daß die bei der Spermiogenese in so bedeutsamer Weise eintretende Mitochondria (s. S. 171, 172, 178, 181, 182 und 195) auch in den Eizellen reichlich vertreten ist; ebenso findet sie sich in den Zellen der GRAAF'schen Follikel, Zellen, die bei der Eibildung zweifellos eine wichtige Rolle spielen. In den hier folgenden Figuren 69, 70 und 71, nach Originalpräparaten BENDA's gezeichnet, ist dieselbe in Form feinster blauer Körnchen, so wie sie an den Präparaten erscheint, dargestellt; in Fig. 71 sieht man auch einige Chondriomitome, d. h. zu fadenähnlichen Bildungen aneinandergereihte Mitochondria; sie sind im Originalpräparat weit deutlicher.

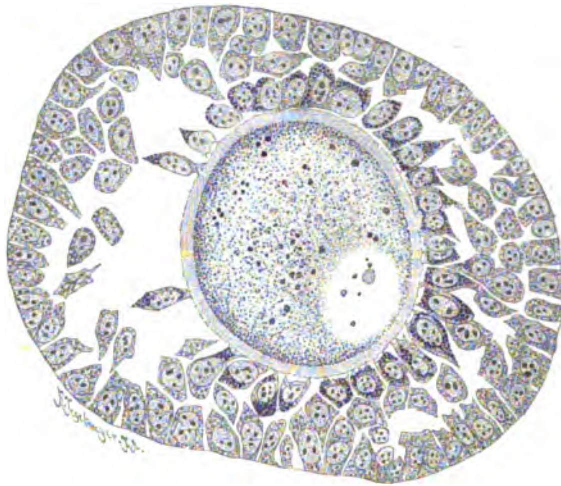


Fig. 71. Ei von Mus musculus in seinem GRAAF'schen Follikel, dessen bindegewebige Thecae nicht mit abgebildet sind. Zu äußerst die aus den Follikelepithelzellen gebildete Membrana granulosa, links ein heller Raum mit Liquor folliculi erfüllt. Auf dem Ei dicht an dessen Zona pellucida, das Eiepithel, zu $^3/_4$ (rechts) erhalten mit blaukörniger Mitochondria. Das Ei mit Keimbläschen und Keimfleck des Keimbläschens ist in der Zeichnung nicht besonders scharf ausgefallen. Im Dotter, insbesondere an der Peripherie, Mitochondria. BENDA präp., Frl. MAGEN del. ZEISS $^1/_{12}$ hom. Immers. Oc. 4.

An den Figuren 69 und 70 sind auch in ausgezeichneter Weise die Dotterkörper zu sehen, welche (künstlich) gelblich und bräunlich gefärbt erscheinen. Die größeren dunkleren Körner zwischen den gelblichen Dotterplättchen in Fig. 70 sind osmiertes Fett. In Fig. 71 (Maus) liegt die Eizelle in ihrem Follikel; in den sie zunächst umgebenden Zellen, dem Eiepithel, wie WALDEYER diese benannt hat, ist die Mitochondria gut gefärbt worden, desgleichen in der Eizelle selbst, namentlich dicht unter der hellen dicken Hülle, der Zona pellucida.

Von weiteren Strukturen im Ooplasma sind noch die von

W. FLEMMING (366) nachgewiesenen Fäden zu erwähnen. Sie gegehören dem Protoplasma an, sind, wie das E. KLEIN in seinem Atlas der Histologie für das Eiprotoplasma schon angegeben hatte, netzförmig untereinander verbunden und es liegen in diesen Fäden, dem Mitom des Ooplasmas, ursprünglich die Dotterkörner, wenn sie zuerst entstehen. Später, wenn sie größer werden, rücken sie aus den Fäden heraus und füllen deren interfilare Maschen. Somit kommt dem Eiprotoplasma dieselbe elementare Struktur zu, wie sie insbesondere von FLEMMING auch für andere Zellen nachgewiesen worden war. (S. hierzu Fig. 72.)



Fig. 72. Netzgerüst aus dem Ooplasma eines Ovarialeies vom Kaninchen. Chromosmiumessigsäure, Eisenhämatoxylin. Die dunkle Wandung oben ist die Zona pellucida. Nach W. FLEMMING (366, Fig. 1).

Das Netzwerk im Dotter mit seinen knotenförmigen Verdickungen, die von EDW. A. SCHAEFER (Proc. royal Soc., Vol. XXX) als „Pseudonuclei" beschrieben worden sind, ist wiederholt untersucht worden, neuerdings noch von KOHLBRUGGE (447a), der die jüngsten Dotterelemente gleichfalls innerhalb der Netzfäden sich heranbilden sieht. Beim Kapitel „Oogenese", namentlich bei Besprechung der Dotterbildung, müssen wir auf diese feineren Strukturverhältnisse zurückkommen.

Eigentümlich ist die Schichtung, welche in den großen, dotterreichen Eiern der Sauropsiden zu Tage tritt, s. die Figuren 58 und 73. Beim Vogelei (Fig. 58) sieht man inmitten des gelben Dotters konzentrische helle Linien, welche die Latebra umkreisen, in ziemlich regelmäßigen Abständen aufeinander folgen; ähnlich ist es beim Selachierdotter, der hier nach der naturgetreuen Abbildung von RÜCKERT (534) in Fig. 73 wiedergegeben ist. Die Zeichnung vom Vogelei ist halbschematisch; es ist hierauf die große Regelmäßigkeit im Abstande und in der Breite der Linien zurückzuführen. Die Schichtung beruht hier darauf, daß abwechselnd gelber Dotter (die breiten dunklen Bänder in der Figur) und weißer Dotter (die schmalen hellen Bänder) das Gelbei zusammensetzen. Zum weißen Dotter gehört auch die Substanz der Latebra und des PANDER'schen Kerns[1]). Beim Selachierei bestehen die schmaleren, grobkörniger gezeichneten Zonen aus grobem Dotter mit recht großen Dotterkörpern, die breiteren, helleren



Fig. 73. Meridionalschnitt durch ein reifes Ovarialei von Torpedo marmorata nach RÜCKERT (534, Taf. LII, Fig. 23). Oben der kleine, linsenförmige Keim mit dem (dunkleren) Keimbläschen darin. Der Dotter zeigt abwechselnd grobkörnige, dunkler gezeichnete und feinkörnige, hellere Schichten.

1) Unter dem Namen „PANDER'scher Kern" wird die weiße Dottermasse dicht unter dem Keime verstanden, welche sich nach abwärts, ein wenig sich verschmälernd, in die Latebramasse fortsetzt.

Zonen gleichfalls aus grobem Dotter, in dem aber kleinere Dotterkörper vorherrschen. Aus großen Dotterkörpern besteht auch die der Latebra vergleichbare centrale Masse, die nach oben zum Keim und zu dem diesen umgebenden feinkörnigen Dotter sich erstreckt. Bei auffallendem Lichte erscheinen die schmaleren, grobkörnigen Zonen dunkler, die breiten heller, so wie sie die Zeichnung wiedergiebt.

Der Reptiliendotter zeigt eine ähnliche Schichtung. Nach C. F. Sarasin (M. 2354) kommt sie hier dadurch zustande, daß Lagen von großen, glänzenden Dotterkörpern mit kleineren, dichter gedrängten abwechseln. Alle Schichten konvergieren gegen den Keim hin und zeigen in dessen Nähe die kleineren Dotterkörper. Sarasin ist der Ansicht, daß die Zeichnung der Dotterschichtung beim Vogelei, wie sie v. Kölliker in seinem Werke über Entwickelungsgeschichte der Tiere giebt, wo man die Zonen des weißen Dotters sich sämtlich gegen die Latebra zurückbiegen sieht, der Wirklichkeit nicht entspreche; aber auch das Thomson'sche Schema, welches hier in Fig. 58 aufgenommen ist, sei vielleicht nicht richtig. Wahrscheinlich würden die Linien des weißen Dotters sich nicht vom Keim abbiegen, wie in Fig. 58, sondern alle dem Keime zustreben, wie Sarasin es bei Reptilien fand und wie es auch aus Fig. 73 einigermaßen ersichtlich ist. Sarasin sieht eine Stütze für diese Meinung am Dotter von Melopsittacus undulatus, den er gleichfalls untersuchte.

Eine der wichtigsten Fragen beim Bau des Ooplasmas ist die nach dem Vorkommen bezw. nach der Erhaltung von Protoplasma innerhalb desselben bei den dotterreichen Eiern. Die dotterreichen holoblastischen Eier, z. B. die der Amphibien, zeigen es überall auch zwischen den stärksten Anhäufungen von Dotterelementen; siehe u. a. R. Fick (363) und Michaelis (479a). Daß in den jungen meroblastischen Eiern überall Protoplasma zwischen den Dotterelementen befindlich sein muß, lehrt ohne weiteres die schon angedeutete und später eingehend zu behandelnde Entwickelungsgeschichte des Dotters. Waldeyer hat die Meinung vertreten (M. 1021), daß, wenigstens in der unmittelbaren Nachbarschaft des Keimes, Protoplasma in Form von Fortsätzen, die immer feiner und feiner würden, je weiter sie in den Dotter vordrängen, sich zwischen den Elementen des letzteren befände. Auch die Darlegung von His (420a) ist dieser Auffassung günstig; ferner stimmt ihr Sarasin (l. c.) für das Reptilienei zu. Demgegenüber betont H. Virchow (586 und 586a), daß es bis jetzt noch an dem bestimmten Nachweise von Protoplasma im Ooplasma meroblastischer Eier außerhalb des Keimes fehle. Es sei sehr wohl möglich, daß beim reifen meroblastischen Ei alles Protoplasma sich aus dem Dotter zurückziehe und im Keime sich vereinige. Er verweist dabei auf eine interessante Beobachtung von M. v. Kowalewski (M. 2786), der zufolge beim Einbringen von reifen Goldfischeiern in Wasser sich das Protoplasma rasch in einer Art Strömung aus dem Ooplasma herauszieht, um sich an einer Stelle in Gestalt des Keimes zusammenzuballen. Freilich bleiben gerade hier in der Nähe des Keimes noch „Keimfortsätze" (Waldeyer) bestehen, die bis zu einer gewissen Tiefe im Dotter stecken; aber, so meint H. Virchow, es sei hiermit thatsächlich erwiesen, daß das Protoplasma sich vom Dotter zu trennen vermöge, und nichts stehe im Wege, anzunehmen, daß dies auch vollständig geschehen könne.

Dies ist gewiß zuzugeben, aber meines Erachtens wenig wahrscheinlich. Gern sei indessen zugestanden, daß noch weitere Untersuchungen über diesen Punkt nötig sind; die BENDA'sche Mitochondrienfärbung dürfte hier gute Dienste leisten.

Der Annahme v. KÖLLIKER's (Lehrbuch, p. 46), daß im gelben Vogeldotter eine „Zwischenflüssigkeit“ vorhanden sei, tritt H. VIRCHOW gleichfalls entgegen.

Bei vielen Eiern namentlich Wirbelloser (Geryoniden, Ktenophoren, Siphonophoren) lassen sich am Ooplasma zwei deutlich gesonderte Schichten unterscheiden, die man passend als Exoplasma und Endoplasma bezeichnen kann. Das Exoplasma, in Form einer

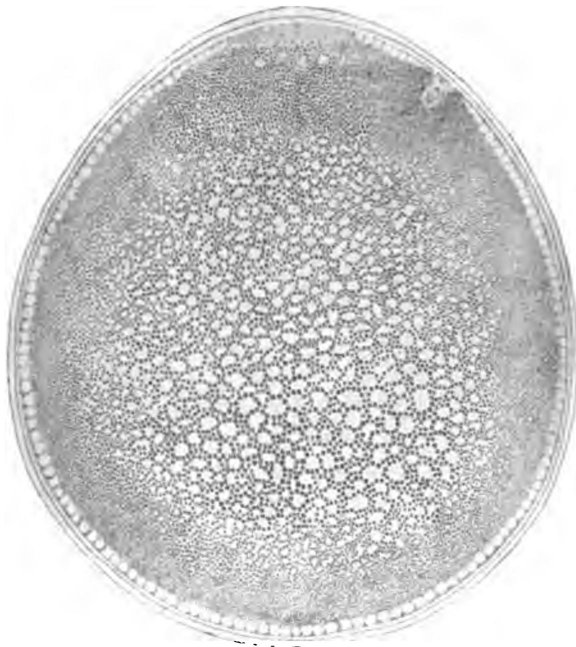


Fig. 74. Reifei von Petromyzon fluviatilis nach HERFORT (413), Taf. IV, Fig. 1. Oben der sehr feinkörnige, auf dem (optischen) Durchschnitte sichelförmig erscheinende Keim. An der Peripherie eine Schicht vakuolisierten Ooplasmas; unmittelbar unter der Dotterhaut liegt noch eine äußerst dünne Lage feinkörnigen Ooplasmas. — In der Mitte ein grobkörniges und grobvakuolisiertes Ooplasma. Zwischen diesem und den Rindenvakuolen eine mehr feinkörnige Masse. Rechts oben eine Polocyte mit darunter gelegener Spindel. Um letztere herum eine radiäre Anordnung der Dotterkügelchen. REICHERT, Obj. 4, Ok. 3.

Rindenschicht dicht unter der Dotterhaut gelegen, zeigt sich feinkörnig und dicht granuliert; das Exoplasma im Innern sieht zuweilen wie eine schaumige, vakuolisierte Masse aus, die ZIEGLER (610a) bei Ktenophoren aus dichtgedrängten klaren Dotterkugeln bestehen läßt. Ueberhaupt muß als eine fast allen Eiern zukommende Eigentümlichkeit des Ooplasma das abweichende Verhalten der peripheren Lagen bezeichnet werden, so daß man von einer „Rindenschicht“, „Zonoidschicht“ (HIS 419) desselben sprechen kann. Meist ist hier der eingelagerte Dotter feinkörniger; wahrscheinlich findet sich in der Mehrzahl der Fälle hier auch mehr Protoplasma als sonst. Das schließt jedoch nicht aus, daß vielfach in dieser Rindenschicht größere Fetttropfen, die bei Knochenfischen farbig erscheinen (HIS 419), eingelagert sind. Immer aber kann man eine sehr feinkörnige Schicht an der äußersten Peripherie des Eies, dicht unter der Dotterhaut antreffen. Diese alleräußerste feine Schicht pflegt selbst dann nicht

zu fehlen, wenn nahe der Rinde gröbere Dotterkörner und Vakuolen gelegen sind. Ob diese Schicht überall protoplasmatische Substanzen führt oder nur in der Nähe des Keimes, darüber läßt sich zur Zeit nichts Bestimmtes aussagen. Vergl. hierzu die Figg. 74 u. 75.

Als Gegensatz zu dem ebenerwähnten Verhalten der Eier von Geryoniden, Ktenophoren und Siphonophoren mit vakuolisiertem Endoplasma zeigen viele Eier von Lingula anatina (Brachiopoda) ein schaumiges, vakuolisiertes Exoplasma bei einem feinkörnigen Endoplasma (N. Yatsu, 609b).

Vielfach begegnet man in unmittelbarer Nähe des Kernes einer lichteren, feiner granulierten Ooplasmazone; so beschreiben dies Janošik (433a) von Säugetiereiern, Eimer (M. 1963) und Osawa (507) von Reptilien, vgl. Fig. 79. Letzterer giebt auch färberische Eigentümlichkeiten dieser Schicht an.

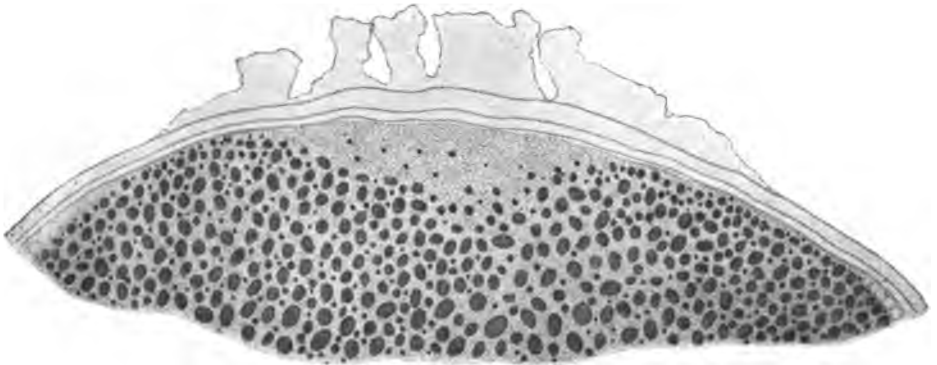


Fig. 75. Keimpol eines Reifeies von Petromyzon fluviatilis nach Herfort (413), Taf. IV, Fig. 2. Der Keim zeigt eine fein areoläre Struktur und setzt sich in die äußerste feinkörnige Ooplasmaschicht, ebenso wie nach unten zwischen die dunkel gezeichneten Dotterkörper fort. Dem Keime entsprechend lagert auf den Eihäuten die „Flocke" s. w. u., Eihäute. Reichert, Obj. 8, Ok. 3.

Hier ist auch wohl der Platz, der größeren Spalträume zu gedenken, die beim Ei an mehrfacher Stelle gesehen und beschrieben worden sind. Wenn wir diese Bildungen als „Spalträume" bezeichnen, so soll damit nicht gesagt sein, daß sie etwa Kunstprodukte wären, die durch Druck oder sonstige äußere Einwirkungen auf die Eier entstanden seien; es handelt sich vielmehr um meist schmale, spaltenförmige, mit Flüssigkeit gefüllte Räume, von denen ich namhaft mache den perivitellinen Spaltraum, den perinukleären und den subgerminalen.

Einen sehr schmalen perivitellinen, mit Flüssigkeit gefüllten Spaltraum zwischen Dotterhaut und Ooplasmaoberfläche hat W. Nagel in seiner wohlbekannten Abhandlung über das menschliche Ei (490) beschrieben und abgebildet. Die Existenz eines solchen Raumes ist physiologisch nicht unwichtig, insofern dadurch das Ooplasma befähigt wird, sich innerhalb der Dotterhaut zu drehen. Bei den Eiern, welche ins Wasser entleert werden, sieht man meist sehr schnell, und oft in beträchtlicher Menge Wasser (intrakapsuläre Flüssigkeit His) durch Diffusion eintreten und einen solchen Spaltraum füllen, ihn

vielleicht dabei auch erst erzeugen. Vgl. hierüber besonders His (419). Den Nagel'schen Spaltraum haben die meisten, welche nach ihm menschliche Eier untersuchten, nicht wieder gefunden. An den hier abgebildeten beiden menschlichen Eiern (s. w. u.), ist er auch nicht zu sehen; aber es ist zu bemerken, daß diese beiden Eier noch nicht völlig ausgebildet sind. Die Angelegenheit verdient weitere Beachtung.

Aehnliche, mit heller Flüssigkeit gefüllte Spalträume um den Kern haben Leydig (M. 1986 und M. 1987), ferner Götte (M. 62, 63)

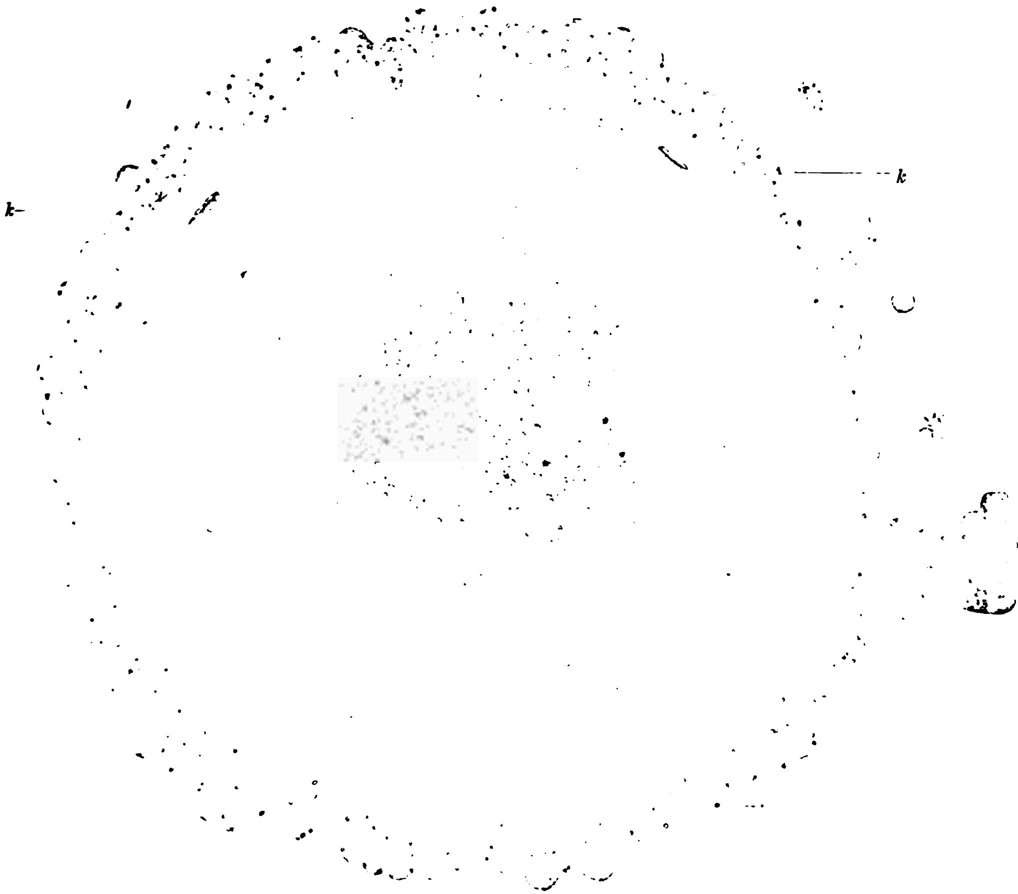


Fig. 76. Oocyte vom Menschen, nahe dem Reifezustande, frisch einem noch lebenswarmen Eierstocke entnommen. Außen das Eiepithel mit der Zona pellucida, darunter eine breite hellere Protoplasmaschicht, in der Mitte ein dunklerer Herd von eingelagerten Dotterkörpern; links oben Keimbläschen mit Keimfleck. Bei *k* und *k* subzonale Kerne. Frl. E. Magen del.

und Kohlbrugge (447 d) erwähnt. Es wäre dies indessen keine Besonderheit der Eier, denn derartige „Kerntaschen", wie sie Leydig nennt, finden sich auch bei anderen Zellen; bei den Eizellen sind sie nur in besonderer Deutlichkeit entwickelt. Es kommt in Frage, ob nicht der in Fig 79 um den Kern gelegene helle Hof ein solcher Spaltraum ist. Ein „subgerminaler" Spaltraum findet sich bei mero-

blastischen Eiern häufig zwischen Keim und Dotter; meist wird er erst bei der Embryonalentwickelung deutlich.

In der Rindenschicht der Eier von Knochenfischen sind von HIS (419) Kerne beschrieben worden, die er als „Rindenkerne“ bezeichnet; er leitete sie seiner Zeit von Wanderzellen (Leukocyten) ab, die in das heranwachsende Ei hineingelangten. KOHLBRUGGE meint sie auf Kerne von Follikelepithelzellen zurückführen zu sollen, deren Zellleiber von der Eizelle aufgenommen und assimiliert worden seien. Aehnliches findet sich bei Hydra, wo die Eizelle sich eine ganze Anzahl ihr ursprünglich gleichwertiger Zellen, die sie umgeben, einverleibt, um auf deren Kosten heranzureifen. Die Kerne dieser phagocytisch aufgenommenen „Nährzellen“ bleiben noch längere Zeit im Ooplasma des Hydraeies erhalten, bis auch sie schließlich verdaut werden. KLEINENBERG hat sie seiner Zeit unter dem Namen „Pseudozellen“ beschrieben. S. DOFLEIN (348a). Ich will bei dieser Gelegenheit darauf aufmerksam machen, daß ich auch bei menschlichen Eiern dicht unter der Dotterhaut kernähnliche Gebilde wiederholt angetroffen habe. Daß sie gelegentlich von eingewanderten Leukocyten abstammen können, ist durchaus nicht in Abrede zu stellen; ebenso gut können sie aber auch nach KOHLBRUGGE's Annahme erklärt werden. S. Fig. 76.

Wiederholt ist der „Vakuolen“ im Ooplasma und der „Vakuolisierung“ desselben gedacht worden; dasselbe gewinnt dadurch ein eigentümlich „schaumiges“ Aussehen. Wir wissen, daß der Ausdruck „Vakuole“ nur in dem Sinne gebraucht wird, um einen kugligen, mit einer ganz hellen, durchsichtigen, flüssigen Substanz erfüllten Raum zu bezeichnen. Es fragt sich, was das für Substanzen seien, die das Bild einer natürlichen Vakuolisierung erscheinen lassen? Wir wissen darüber noch wenig; doch darf wohl gesagt werden, daß es sich dabei um verflüssigte Eiweißmassen, vielleicht auch um farblose Vitellinsubstanz handelt. Künstlich werden Vakuolen vielfach durch eingedrungenes Wasser hervorgebracht.

Es können auch noch Einschlüsse anderer Art im Ooplasma vorkommen; so zeigen sich im Eie von Hydra viridis nach KLEINENBERG's Angabe Chlorophyllkörner.

Topographie des Eidotters. Zu den wichtigsten Punkten der Eianatomie gehört die Verteilung des Dotters im Ooplasma, die Dottertopographie. Sie steht in einem unverkennbaren Zusammenhange mit der Masse des Dotters, welche uns zu der Einteilung der Eier in holoblastische und meroblastische führte (s. S. 226). Der Dotter kann 1) im ganzen Eie ziemlich gleichmäßig verteilt sein, 2) kann er sich an dem einen Ende des Eies, dem Dotterpole, vorzugsweise anhäufen und endlich 3) die Mitte des Eies einnehmen, während die protoplasmatischen Teile des Ooplasmas bei 2 sich am anderen Pole, dem Keimpole, sammeln und bei 3 einen peripheren Mantel um den centralen Dotterherd bilden. F. M. BALFOUR, von dem diese Einteilung aufgestellt worden ist, gab die Namen: alecithale Eier für den ersten Typus, telolecithale für den zweiten und centrolecithale für den dritten.

Diese Namengebung ist keine gute, denn „alecithale“ Eier im strengen Wortsinne dürfte es kaum geben. Vgl. die Aufzählung der dotterarmen Eier S. 224. Höchstens könnte man von „oligolecithalen“ Eiern reden. Aber auch das würde gegenüber den beiden anderen

Begriffen keinen Gegensatz bedeuten, da es sich nicht um die Massen an sich, sondern um deren Verteilung handelt, wenn auch hier, wie wir soeben noch bemerkten, ein gewisser Zusammenhang unverkennbar ist. Der Ausdruck „isolecithal“, den ich für „alecithal“ vorschlage, würde jedenfalls logisch richtiger sein. Denn auf die gleichmäßige oder ungleichmäßige Verteilung des Dotters im Ooplasma kommt es an, wenn es sich um die Beurteilung der Furchungsform handelt, die man von den betreffenden Eiern erwarten darf. Ist der Dotter gleichmäßig im Eiprotoplasma verteilt, so kann die Furchung immer nur eine totale sein, das betreffende Ei muß ein holoblastisches sein; ist dagegen die Verteilung eine ungleichmäßige, so wird es bei einem gewissen Grade der Ungleichmäßigkeit zu einer meroblastischen Eiform mit partieller Furchung kommen. Selbstverständlich ist, daß bei relativ geringen Dottermengen eher eine gleichmäßige Verteilung stattfinden wird als bei großen Massen. Demgemäß seien die Eier nach ihrer Dottertopographie eingeteilt in

a) isolecithale und

b) anisolecithale { α) telolecithale / β) centrolecithale.

O. Hertwig (Lehrbuch, 7. Aufl., S. 12) teilt richtig in diesem Sinne ein in: 1) dotterarme Eier mit gleichmäßig verteilten Reservestoffen, 2) Eier mit polständigem Dottermaterial, 3) Eier mit mittelständigem Dottermaterial; 2 und 3 nennt er polar und central differenzierte Eier. — Edm. B. Wilson (607a) nennt die alecithalen Eier Balfour's „homolecithale“.

Die isolecithalen Eier umfassen einmal fast sämtliche dotterarmen Eier, wie sie ziemlich in allen Tierklassen vorkommen; vgl. die Zusammenstellung S. 244. Diese Eier sind die kleinsten, welche überhaupt gefunden werden, meist nur von 60—200 μ Größe und nahezu durchsichtig. Das Ei des Menschen muß zu ihnen gezählt werden. Bei diesen Eiern ist die Furchung eine sogenannte äquale, d. h. die beiden ersten Furchungskugeln, und meist auch noch die nächstfolgenden, sind gleich groß. Die Furchung des Menscheneies ist noch unbekannt.

Es giebt aber eine zweite große Abteilung der isolecithalen Eier, welche sich durch verhältnismäßigen Dotterreichtum auszeichnen; dahin gehören die Eier einiger Poriferen, mancher Cölenteraten, einzelner Echinodermen (Ophiura nach Wilson 607a), die Eier von Chiton unter den Mollusken, die von Amphioxus (Sobotta 561) und die der meisten Säugetiere, soweit sie bekannt sind. Die Furchung dieser Eier weicht schon ein wenig von dem äqualen Typus ab, indem in der Regel die eine der beiden ersten Furchungszellen etwas größer ist als die andere; man darf daraus schließen, daß bereits eine Hinneigung zur anisolecithalen Anordnung des Dotters besteht. Einige haben eine derartige Furchung mit dem besonderen Namen einer „adäqualen“ belegt.

Außerordentlich verbreitet sind die Eier mit telolecithaler Dotterlagerung; sie finden sich in fast allen Tierklassen mit Ausnahme der Säugetiere, wenn man diese, wie es wohl die Meisten auch halten, ungeachtet des geringen Unterschiedes in den beiden ersten Furchungskugeln nicht von den Geschöpfen mit isolecithalem Dotter trennen will. Die Eier der Mollusken, vieler Würmer, der Ganoiden, Amphibien und der Petromyzonten (s. Fig. 74), ferner

die der Knochenfische, Selachier, Reptilien und Vögel gehören hierher. Aus sonst im Allgemeinen nicht hierher zu zählenden Klassen müssen unter den Arthropoden noch Scorpio, Oniscus, Mysis, Cuma, unter den Tunicaten Pyrosoma genannt werden. Auch hier haben wir zwei Unterabteilungen. Die eine, die meisten Mollusken, Würmer, Petromyzon, die meisten Amphibien und die Ganoiden umfassend, zeigt noch eine totale, jedoch inäquale Furchung, indem die Dottermasse noch nicht so groß ist, als daß sie nicht von dem sich furchenden Keime mit einbezogen werden könnte. Diese Eier schließen zunächst an die zweite Abteilung der isolecithalen Eier (Eier mit ädäqualer Furchung) an. Bei den Selachiern, den Knochenfischen, den Cöcilien (unter den Amphibien), den Reptilien und den Vögeln, ferner bei den Cephalopoden und den ebengenannten Arthropoden (Scorpio u. s. w.) furcht sich nur der Keim, da die stark entwickelte Dottermasse nicht in die Furchung einbezogen werden kann. Dies sind dann die meroblastischen Eier.

Die centrolecithalen Eier gehören, genau genommen, mit den partiell sich furchenden telolecithalen zusammen. Wahrscheinlich müssen die letzteren aus den centrolecithalen abgeleitet werden.

Wir erwähnten bereits, daß der Dotter bei zahlreichen Tierarten sich zunächst in der Umgebung des Keimbläschens zu bilden beginnt. Bei stärkerer Dotterentwickelung dieser Art muß ein centrolecithales Ei herauskommen. Steigert sich die Dotterbildung noch weiter, so liegt es nahe, anzunehmen, daß der Dotter insbesondere nach der Seite hin sich anhäufen wird, welche dem Keimbläschen entgegengesetzt ist; da wird dann die stark sich verdünnende Keimrinde gesprengt und der Keim zieht sich an den entgegengesetzten Pol zurück. Daß bei einigen Anthropoden (siehe das vorhin Erwähnte) meroblastische Eier mit telolecithalem Bau vorkommen, spricht für diese Ableitung. Indessen kann man sich die telolecithalen meroblastischen Eier auch aus den telolecithalen holoblastischen Eiern hervorgegangen denken.

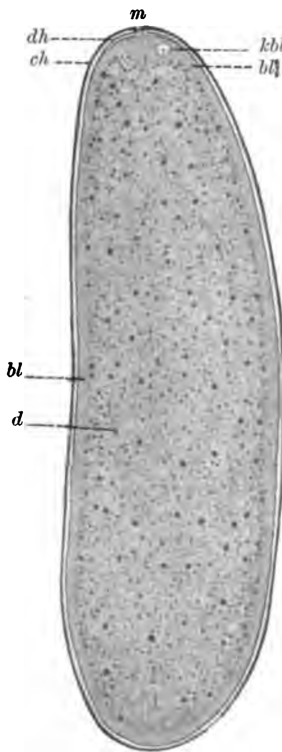


Fig. 77. Centrolecithales Ei eines Dipteren im Längsschnitt. *bl* Keim, welcher das Ei rings umgiebt. *d* Dotter, *dh* Dotterhaut, *kbl* Keimbläschen, *m* Mikropyle. *ch* Chorion. Aus KORSCHELT-HEIDER 666a, Fig. 124.

Die centrolecithalen Eier sind fast ausschliesslich auf die Arthropoden beschränkt. Nur Cucumaria (Holothuria) und ein paar Anthozoen (Renilla und Clavularia) werden sonst noch genannt.

Interessant ist, daß die Furchung bei Renilla nicht immer nach dem bei solchen Eiern vorkommenden Typus, der sog. „superficiellen Furchung“ erfolgt, das heißt, sich auf die Keimrinde beschränkt und das dotterreiche Ooplasma im Innern des Eies nicht mit ergreift, sondern unter Umständen eine totale ist. Das Renilla-Ei stellt somit ein Uebergangsstadium dar.

In Fig. 77 ist ein Dipteren-Ei als Muster der centrolecithalen Form wiedergegeben.

b) Keimbläschen und Keimfleck. Das Keimbläschen, vesicula germinativa, ist der Kern der Eizelle. Wie sich aus den bei der Befruchtung abspielenden Erscheinungen ergiebt, kommt ihm eine besonders wichtige Rolle für die Entwickelungsvorgänge zu. Der Name „Keimbläschen“ drückt schon aus, daß wir es mit einem rundlichen, hell erscheinenden blasigen Gebilde zu thun haben, welches durch diese Beschaffenheit auffällt; dazu kommt eine im Verhältnis zum Eiprotoplasma — ich betone hier das „Protoplasma“, um auch die großen Eier mit viel Deutoplasma heranziehen zn können — ansehnliche Größe.

Alle Keimbläschen haben, insbesondere im völlig ausgebildeten Zustande, eine deutliche Membran, die wohl von der häufig vorkommenden inneren Zellmembran unterschieden werden muß; s. Fig. 78.

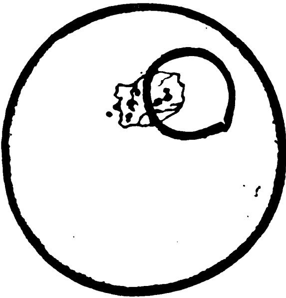


Fig. 78.



Fig. 79.

Fig. 78. Kaninchenei aus einem geschlechtsreifen Ovarium. Außen die hier in Folge der Behandlung dunkel erscheinende Zona pellucida, dann das Ooplasma, gegen die Kernhöhle durch eine gleichfalls dunklere Schicht (innere Zellmembran nach Flemming's Auffassung) abgegrenzt. Das herausgetretene Keimbläschen ist deutlich von einer mehrfach eingefalteten Membran begrenzt. Nach Flemming (366) Taf. XXXII, Fig. 4.

Fig. 79. Ei von Hatteria punctata in seinem Follikel. Außen die bindegewebige Follikelwand, die gegen das Ei hin die abgeplatteten Kerne der Follikelepithelzellen trägt. Nach oben ist die Follikelwand nebst Epithel von der Zona radiata abgehoben, unten liegen beide in natürlicher Lage dicht aneinander. Es folgt eine äußere hellere Ooplasmaschicht, dann ein dunkles stark deutoplasmahaltiges Ooplasma, dann ein heller Hof um den mit vielen dunklen Körnchen, Nucleolen (Keimflecken) durchsetzten Kern (Keimbläschen). Gegen den hellen Hof sind sowohl der Kern wie das Ooplasma scharf abgegrenzt.

Unter der „innereren Zellmembran“ (W. Pfitzner, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 22, p. 681) versteht man eine zuweilen deutlich membranöse, meist jedoch mehr einer „Crusta“ (F. E. Schulze) entsprechende dünne Schicht, welche bei manchen Zellen das Protoplasma gegen den Kern hin abschließt; es bleibt dabei meist ein schmaler schalenförmig den Kern umgebender Raum zwischen dieser inneren Zellmembran und der echten Kernmembran erhalten, der mit einer hellen, homogenen, wie es

scheint mehr flüssigen Masse gefüllt ist. (PFITZNER, l. c., LEYDIG, Zelle und Gewebe, Bonn, 1885, p. 21).

Bei manchen Eiern wird in dieser Weise gleichfalls das Ooplasma von einem hellen, das Keimbläschen umgebenden Hofe gesondert; so in Fig. 79. Die Grenzschicht des Ooplasma gegen den hellen perinucleären Hof wäre hier als innere Zellmembran (innere Dotterhaut) zu bezeichnen.

Wie der helle Hof selbst zu deuten sei, ist noch fraglich. OSAWA faßt denselben als eine zum Dotter gehörige Substanz auf; besser wird er wohl als eine besondere Substanz angesehen; keinesfalls ist er als „Dotter" (Deutoplasma) zu bezeichnen. Auch kann Kernsaft darin vertreten sein. Eigentümlich ist allerdings die Aehnlichkeit mit der äußeren schmalen hellen Schicht. Diese Aehnlichkeit tritt auch in Fig. 78, wo die innere und äußere Zone in gleicher Weise dunkel erscheinen, hervor. In der Originalfigur FLEMMING's haben beide gleichfalls denselben Farbenton (dunkelgelb). FLEMMING deutet die ganze innere dunkle Zone als innere Zellmembran; sie würde alsdann beinahe so dick sein, wie die Zona pellucida.

Die Gestalt der Keimbläschen ist nicht immer kuglig, wie in den Fig. 79, 88 und 89; dies trifft in der Regel nur zu, wenn die Bläschen in der Mitte der Oocyten liegen, wie dies bei jungen Oocyten meist der Fall ist. Bei den reifen Oocyten, namentlich zur Zeit der Polzellenbildung, rücken die Keimbläschen dicht unter die Zelloberfläche, s. Fig. 80 und platten sich dann oft bedeutend ab. Vielfach begegnet man auch ellipsoidischen Formen, s. Fig. 85. Besonders interessant sind die Keimbläschen mit amöboiden Fortsätzen, wie sie VAN BAMBEKE bei Pholcus phalangioides (Arch. de Biologie, T. XV, 1897) und KORSCHELT und HEIDER (666a) bei Dyticus marginalis, O. SCHULTZE (547a) bei Amphibien beschreiben.



Fig. 80. Peripheres Stück eines reifenden Ovarialeies von Torpedo ocellata, Meridionalschnitt, mittlere Vergrößerung. Nach oben die Follikelwand, darunter der Keim mit dem dicht unter die Dotterhaut emporgerückten ellipsoidischen Keimbläschen. An Stelle des Nucleolus ein Häufchen Chromosomen. Rings um den Keim der Dotter ohne scharfe Grenze gegen den Keim. Nach RÜCKERT (534) Taf. LII, Fig. 24.

Einfaltungen sieht man häufig; s. Fig. 81; es ist nur zu fragen in wie weit sie durch die Einwirkung der Reagentien hervorgebracht sind.

Das Keimbläschen ändert während der Ausbildung der Eizellen in eigenartiger Weise seine Lage. Bei den Ureiern und jungen Oogonien und Oocyten nimmt es gewöhnlich eine centrale Lage ein; wie schon bemerkt, rückt es später dicht unter die Eimembran und plattet sich dort ab. Sind Nährzellen (s. w. u., Oogenese) vorhanden, so wandert das Keimbläschen meist gegen diese hin.

Die Größe der Keimbläschen — Daten s. später in der Maßtabelle — kann so bedeutend werden, daß man die Bläschen, wie u. a. bei Amphibien, leicht mit bloßem Auge sehen und mit Nadeln isolieren kann. Auch dieser letztere Umstand beweist wohl das Vorhandensein einer eigenen Membran.

Frische Keimblächen erscheinen mehrfach ganz homogen, ohne jede weitere Struktur; nur der Keimfleck, s. w. u., ist in ihnen sichtbar. So schildert sie FLEMMING (366a) bei den Ascidien und neuerdings LUBOSCH (briefliche Mitteilung) bei den Petromyzonten. Nach Härtungen und Anwendung von Färbemitteln finden sich dieselben Strukturen, wie in sonstigen Zellkernen: Chromatinnetze, die mit der Kernmembran und den Karyosomen (Netzknoten) s. w. u., zusammenhängen, Lininnetze u. a. Dazwischen in den Maschen dieser Netze eine mehr flüssige homogene Masse, der Kernsaft (Nucleohyaloplasma, STRASBURGER), endlich die Keimflecke, die man in Karyosomen und Plasmosomen einteilt und von denen alsbald die Rede sein soll.

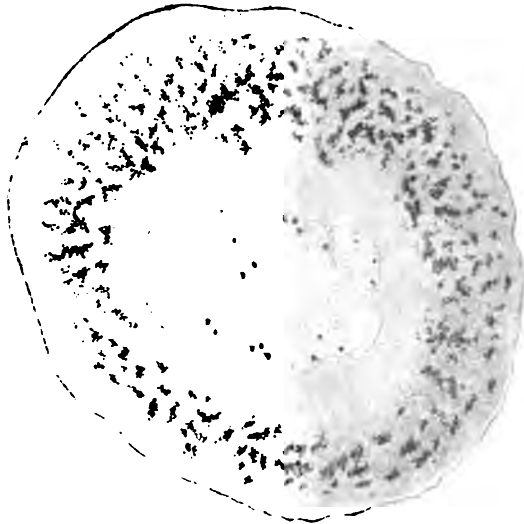


Fig. 81. Junges Tritonei. Keimbläschen von unregelmäßig begrenzter Form mit Einfaltungen; dasselbe hat sich teilweise von der inneren Dotterhaut zurückgezogen. Zahlreiche Nucleolen. Schwache Vergrößerung.

Bei jungen Eiern (Amphibien, BORN (297), Selachier, RÜCKERT (M. 2008), Säugetiere, GURWITSCH, s. Fig. 82), füllt das Chromatin-

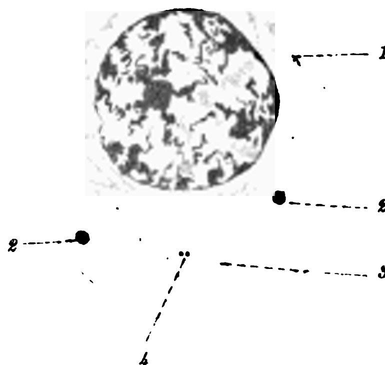


Fig. 82. Ei (Oocyte) eines 12-tägigen Meerschweinchens (Cavia cobaya). 1. Ooplasma. 2. Zwei sich in Eisenhämatoxylin stark färbende kleine Körper unbestimmter Art[1]). 3. Idiozom, Dotterkern, mit 4. zwei Centralkörperchen. Außerdem der verhältnismäßig große Kern (Keimbläschen) mit den ihn ganz erfüllenden Chromatinfäden, Netzknoten und einem größeren Karyosom. SEIBERT Apochromat 2 mm, Comp. Oc. 12. Nach GURWITSCH (393), Taf. XVI, Fig 1.

---

1) GURWITSCH meint, daß sie vielleicht den „chromatoiden Nebenkörpern", wie sie von NIESSING, v. LENHOSSÉK (142, S. 259), MOORE und MEVES beschrieben wurden, vgl. S. 178 letzte Alinea, entsprechen dürften.

gerüst den Kernraum fast völlig aus; nachher zieht es sich mehr zurück zum Centrum und mehr zusammen. S. w. u. Oogenese. Sehr eigentümlich sind die Formen, welche die Chromatinstränge bei **Amphibien**, **Selachiern**, **Vögeln** und **Reptilien** wäh-

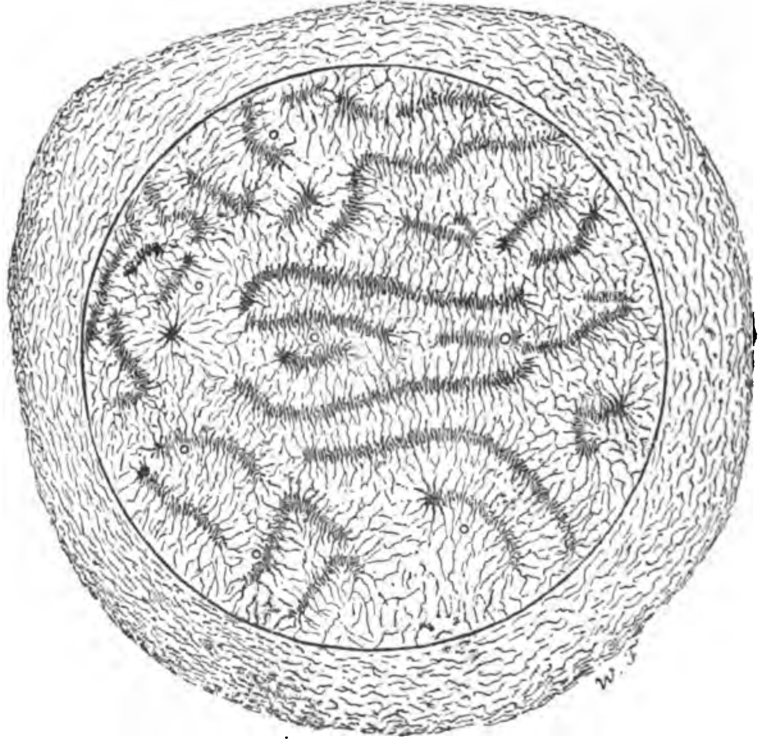


Fig. 83. Junges Eierstockei (Oocyte) von Siredon pisciformis, nach FLEMMING (M. 390), p. 134, Textfig. G. Quergestrichelte Gerüststränge (Chromosomen) im sehr großen Kern (Keimbläschen). Kernmembran deutlich. Zahlreiche blasser gefärbte Nucleoli (Keimflecke) in Gestalt kleiner heller Kreise gezeichnet. Sie liegen theils in den Gerüststrängen, theils zwischen denselben im Kernsaft. ZEISS $^1/_{18}$, schwaches Ocular.



Fig. 84. Federstrang aus dem Keimbläschen von Pristiurus. ZEISS. Apochrom. Homog. Imm. 2 mm. Ocul. 6. Zeichnung auf das Doppelte vergrößert. Nach J. RÜCKERT (534) Anat. Anz. VII, 1892, S. 115, Fig. 1.

rend der Ausbildung der Oocyten zum Reifei vielfach annehmen. Insbesondere fallen gewundene federfahnenförmige Figuren auf, s. Figg. 83, 84 und 85, die sogenannten „Gerüststränge". FLEMMING beschreibt sie als Erster bei Siredon, s. Fig. 83, und anderen Amphibien, RÜCKERT, Fig. 84, bei Selachiern. BORN (297, 298) und CARNOY mit LEBRUN (321—323) sehr eingehend bei Amphibien, Mll. LOYEZ (466b) bei Reptilien, unter denen jedoch die Ophidier eine bemerkenswerte Ausnahme abgeben. Ich bringe hier, Fig. 85, bei schwächerer Vergrößerung eine Abbildung vom Keimbläschen eines Hatteriaeies, worin man vier solcher Gerüststränge erkennt.

HOLL (M. 1976) fand die gleichen Bildungen beim Hühnerei, konnte sie jedoch bei Menschen- und Säugetiereiern nicht nachweisen. Hier scheinen sie in der That zu fehlen. Andeutungen solcher Formen finden sich in einzelnen Figuren v. WINIWARTERS (609), z. B. Taf. VII, Fig. 84, unter seinen „noyaux diplotènes. Sie gehören stets dem Oocytenstadium an.

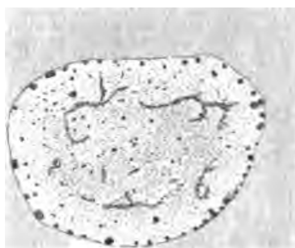


Fig. 85. Keimbläschen von Hatteria punctata mit vier Federsträngen, zahlreichen feinen punktförmigen Inhaltskörpern und größeren peripher, dicht an der Kernmembran gelegenen Keimflecken. Dr. F. KOPSCH praep. et delin.

CARNOY und LEBRUN bezeichnen diese Bildungen als „goupillons" oder auch „goupillons barbelés", indem sie sie mit gewissen langen, dünnen Flaschenbürsten vergleichen; Mlle. LOYEZ gebraucht den Ausdruck „Chromosomes barbelés" oder „Chromosomes à filaments plumeux". BORN erklärt sie als lange feine, in einer eigentümlichen Weise zusammengelegte Fäden, derart, daß eine Folge von quergerichteten Schleifen sich bilde, wie etwa beim Ductus epididymidis. Bei Besprechung der Oogenese kommen wir auf ihre Entstehung und Bedeutung zurück.

Der Kernsaft, das Nucleohyaloplasma STRASBURGER's ist in den Keimbläschen in so reichlicher Menge vorhanden, daß dadurch dessen Bläschennatur herauskommt; es ist dies ziemlich charakteristisch gegenüber den Kernen der meisten sonstigen Zellen. Wie aus dem leichten Heraustreten von Kernsaft in den umgebenden Kernhof und in das Ooplasma hervorgeht, muß der Kernsaft einen ziemlich dünnflüssigen Aggregatzustand besitzen, wie er denn am frischen Präparat völlig wasserhell erscheint. Erst nach Zusatz erhärtender Reagentien oder nach Behandlung mit Eisenhämatoxylin erscheinen feinste punktförmige Granula, die man wohl als Niederschläge auffassen darf. Der Kernsaft ist als eine Eiweißlösung anzusehen, hat aber noch das Vermögen, andere Bestandteile des Keimbläschens, wie Gerüstteile, Teile von Nukleolen aufzulösen. Insbesondere haben CARNOY und LEBRUN (321—323) in sehr weitgehender Weise von der Auflösung solcher Teile im Kernsaft, aber auch von der Wiederausbildung derselben aus dem Kernsafte gesprochen.

Bei manchen Tieren ganz verschiedener Ordnungen sind noch besondere vom Keimbläschen ausgehende Bildungen beobachtet worden,

die in Gestalt von zarten membranösen Trichtern zur Peripherie des betreffenden Eies ziehen, wo sie bei Knochenfischen (Leuciscus) mit einem dotterkernartigen Gebilde in Verbindung stehen, VAN BAMBEKE (M. 1937), bei Holothurien (Caudina arenata) sich zur Mikrophyle — s. w. u. — hin erstrecken, GEROULD (644a).

Keimfleck, macula germinativa. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß der Keimfleck der Eizellen deren Kernkörper entspricht. Nun müssen aber mit FLEMMING zweierlei Keimflecke, oder nukleolenartige Gebilde, wie bei vielen Körperzellen, so auch bei den Eizellen unterschieden werden: die Netzknoten, Pseudonucleoli, wie ich sie zu nennen vorschlage, und die echten Kernkörper, Nucleoli[1]). Die Unterschiede beruhen im wesentlichen darauf, daß die echten Kernkörper, Nucleoli FLEMMING's und K. RABL's (Morpholog. Jahrbuch Bd. X, S. 316) kein Nuklein, sondern Pyrenin (Paranuklein), FRANK SCHWARZ (Morph. u. chem. Zusammensetzung des Protoplasmas, Breslau 1887) — nach E. ZACHARIAS, Botan. Zeitung 1885, auch Plastin — enthalten, und infolge dessen auch andere färberische Eigenschaften haben: sie sind basophil (safranophil), während die Netzknoten FLEMMING's, die Pseudonucleoli, aus Nuklein bestehen und acidophil (hämatoxylinophil) sind. Durch Doppelfärbungen mit Fuchsin und Solidgrün, mit Hämatoxylin und Eosin, oder mit dem BIONDI'schen Gemisch, lassen sie sich daher, wenn sie nebeneinander im selben Kerne vorkommen, leicht unterscheiden. Ob indessen die Netzknoten nur größere Ansammlungen von Chromatin (Nuklein), derselben Substanz, welche den wesentlichen Bestandtheil der Kerngerüstfäden ausmacht, darstellen, ist noch eine unerledigte Frage. Mikroskopisch erscheinen die Plasmosomen bald unabhängig von dem Kernnetzwerk, frei im Kern, bald trifft man sie jedoch in einer breiteren Ansammlung des nukleinhaltigen Kerngerüstes eingelagert; die Karyosomen aber sind stets mit dem Gerüst innig verbunden, weshalb ihnen FLEMMING auch den Namen „Netzknoten" gegeben hat.

Als eine weitere und sehr bemerkenswerte Nukleolenform sind die gemischten Nukleolen, Amphinucleoli m., zu bezeichnen, welche sehr häufig in den Eizellen vorkommen. Sie zeigen einen meist größeren blassen und einen damit verbundenen, stärker lichtbrechenden kleineren Teil, der sich auch intensiver färbt. Der letztere liegt entweder inmitten des ersteren, wie ein abermaliger Einschluß, oder liegt ihm an irgend einer Stelle an, entweder dicht wie eine Knospe, oder durch einen Stiel hantelartig verbunden, oder endlich kappenförmig aufsitzend. Der eine Teil besteht dann vorherrschend aus nukleolärer, der andere aus pseudonukleolärer Substanz.

Als „Nebennukleolen", Paranucleoli bezeichnete FLEMMING (390) Nukleolen von erheblich geringerem Ausmaße, die in manchen Fällen außer einem großen „Hauptnucleolus", „Archinucleolus" m., in Kernen verschiedener Art, insbesondere wieder in Keimbläschen gefunden werden. Bei den Eiern von Wirbeltieren kommt dies besonders häufig vor (FLEMMING). Uebrigens haben schon R. WAGNER beim Maikäfer, cit. bei v. LA VALETTE ST. GEORGE (584), und Letzterer selbst bei einer Libellenlarve zwei un-

1) Andere Bezeichnungen sind für Pseudonucleoli: nucléoles nucléiniens CARNOY (321—323), Karyosomen PLATNER (M. 1274, S. 53), GAULE, OGATA, LUKJANOW, s. Arch. für Anat. und Physiol. 1883 und 1887, für Nucleoli: nucléoles plasmatiques CARNOY, Plasmosomen GAULE u. s. f.

gleich große Keimflecke als beständigen Befund festgestellt. Fig. 86 zeigt einen Amphinucleolus, der zugleich Hauptnucleolus ist, mit einigen (drei) Nebennukleolen vom Menschen.

Lacaze-Duthiers (Recherches sur les organes génitaux des Acéphales lamellibranches Ann. Sc. natur. 1854) hat wohl als erster die Amphinukleolen beschrieben, bald nach ihm Leydig bei Cyclas cornea (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1855). Flemming (390) und O. Hertwig (416 a) haben den Gegenstand eingehender behandelt. Neuerdings haben wir sehr genaue Untersuchungen von Stephan (566 a) zu verzeichnen,



Fig. 86. Stück einer nahezu reifen Oocyte vom Menschen frisch in Liquor folliculi untersucht. Amphinucleolus mit einem schwächer lichtbrechenden großen und stärker lichtbrechenden kleinen Anteile. Rechts einige Nebennukleolen (Paranucleoli). Keimbläschen hell, ohne jede Spur eines wahrnehmbaren Gerüstes, umgeben von einem Stück Ooplasma mit leichter Dotterkörnung. Starke Vergrößerung. Frl. E. Magen del.

welcher die Amphinucleoli zuerst bei Wirbeltieren nachwies. Interessante Beobachtungen teilt er über Serranus mit: Hier vermehrt sich die nukleoläre Kernsubstanz (Plasmosomen) durch eine Art Sprossungsvorgang und tritt in Form eines Netzwerkes an die Oberfläche des Keimbläschens; innerhalb des Netzwerkes liegen dann an dessen breiteren Knotenpunkten die Pseudonucleoli (Karyosomen). Weiterhin giebt Stephan an, daß auch eine förmliche innige Mischung der beiden Substanzen, des Pyrenins und des Nukleins, in den Kernkörperchen verschiedener Knochenfische vorkommt; solche Kerne verdienen dann in erster Linie den Namen „Mischnukleolen". Die gemischten Pyrenin- und Nukleinmassen können sich nach Stephan (bei Knochenfischen) wieder trennen und es können so aus Mischnukleolen Nukleolen und Pseudonukleolen hervorgehen. Stephan neigt übrigens der Ansicht zu, daß die Substanz der Nukleolen, das Pyrenin, ein Produkt der Pseudonukleolensubstanz, i. e. des Nukleins (Chromatins) sei. Weiteres über diese Dinge bieten Haecker (653), Michel (479 b), Montgomery (678 a), Obst (505) und Vigier (713 b).

In vielen Fällen findet sich in den dann fast gerüstfrei und homogen erscheinenden Keimbläschen ein einziger sehr großer Nucleolus, der alles Nuklein des Keimbläschens gleichsam in sich aufgesogen hat, und sonach im wesentlichen als ein Pseudonucleolus erscheint. Indessen ist es wohl richtiger ihn als Amphinucleolus aufzufassen, da er zweifellos auch das etwa vorhandene Pyrenin mit umfaßt.

Sehr genau hat jüngst Lubosch diese Verhältnisse bei Petromyzon fluviatilis studiert und mir darüber briefliche, mit Zeichnungen illustrierte Mitteilungen gemacht. Vorhin wurde schon der ganz helle Kern der Petromyzonten erwähnt, dessen Nuklein sich bei jungen Eiern in dem großen rundlichen Nucleolus aufgespeichert hat. Lubosch konnte

ihn in 3—4 Schnitte zu 6 μ zerlegen und es zeigte sich (an Sublimatpräparaten) eine dunklere stärker lichtbrechende Hülle von ungleicher Dicke, die einen grobkörnigen Inhalt von ähnlichem Gefüge, wie das Karyoplasma umschloß. Meiner Meinung nach haben wir es hier mit einem echten Amphinucleolus zu thun.

Solche großen Nukleolen „Riesennukleolen", „Nukleinkörper" O. Hertwig (661, S. 42) hat schon Leydig beschrieben (M. 885). Wenn sich nun beim Wachstum und bei den Umformungen der Zellen, insbesondere bei den Vorbereitungen zur Teilung, das Kerngerüst neu bildet, so geht die Nukleolenmasse wieder in dasselbe auf und der Nucleolus verschwindet völlig. Diese Veränderungen sind aus den Vorgängen der mitotischen Zellteilung, wie sie unter anderen von Flemming (390) und Rabl (l. c.) in meisterhafter Weise beschrieben sind, sattsam bekannt. Reiches Detail bieten darüber vor allem die Arbeiten von Carnoy und Lebrun (321—323). Aus jüngster Zeit berichtet Mlle. Loyez von einem Entwickelungsmaximum der Nukleolen, während die Chromosomen zurückgehen. Ich möchte auch, obwohl sie nicht direkt zu dem hier bearbeiteten Gegenstande gehört, auf die Arbeit Meunier's, „Les nucléoles des Spirogyra", Lierre 1887, verweisen.

Es wurde bereits bei der Besprechung der Ureier gesagt, daß sie keine Nucleoli haben; nur Pseudonucleoli kommen vor; das spricht für die vorhin erwähnte Meinung Stephan's, daß das Pyrenin sich aus dem Nuklein bilde, und somit Nucleoli erst später entstehen könnten.

Die Form des Nucleolus und des Amphinucleolus ist meist eine kugelige; doch kommen allerlei Abweichungen vor. Die Pseudo-

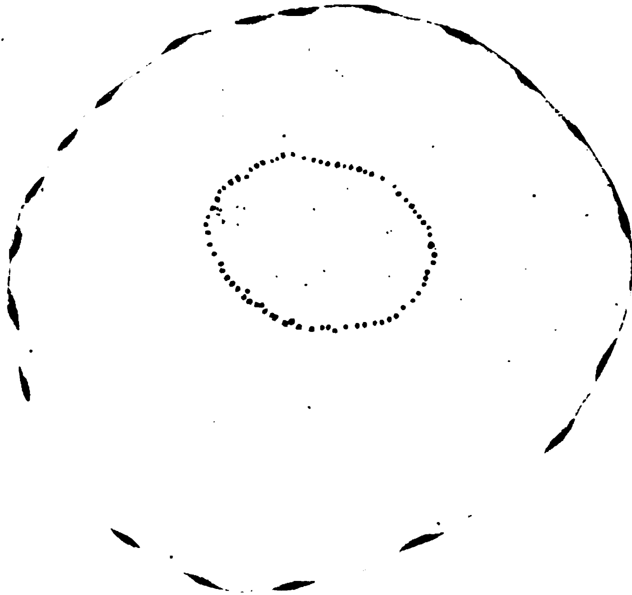


Fig. 87. Ei von Ceratodus forsteri (Ganoiden) nach R. Semon (551) T. XXX, Fig. 2. Außen abgeplattetes Follikelepithel, der helle, ellipsoidische Kern mit wenig Gerüstfäden zeigt zahlreiche uniforme Keimflecke an der Peripherie.

nucleoli zeigen ihre Form weniger klar, da sie mit den Gerüstfäden zusammenhängen. Von verschiedenen Seiten werden amöboide Bewegungen der Nukleolen angezeigt, so unter anderen von W. NAGEL (490) beim Eie des Menschen, von AUERBACH, Organologische Studien I, Breslau 1874 (S. 160) und STEPHAN (566 a). Hier sind auch die Teilungen und Sprossungen zu erwähnen, welche man vielfach an den Kernkörperchen beobachtet hat, und die mit lokomotorischen Veränderungen verbunden sind, indem die Keimflecke sowohl nach der Peripherie, wie nach dem Centrum rücken. Ein Uebertreten von Nukleolen in das Ooplasma wurde von Mll. LOYEZ (l. c.) und anderen beobachtet, während STEPHAN (l. c.) es bei seinen Objekten vermißte.

Vielfach sind in den Keimflecken sogen. Vakuolen beobachtet worden; auch das von SCHRÖN, „Ueber das Korn im Keimflecke und in den Kernkörperchen der Ganglienzellen. MOLESCHOTT's Untersuchungen zur Naturlehre Bd. 9“, entdeckte von ihm als „Korn“ bezeichnete Einschlußgebilde hat meist diese Deutung erfahren, unter anderen von V. LA VALETTE ST. GEORGE (584). Mir scheint es, als ob auch die zwei Substanzen eines Nucleolus Bilder geben könnten, die zu dem „Korn“ SCHRÖN's gehören.

Die meisten Eier weisen in ihren Keimbläschen nur 1—2 Keimflecke auf, wieder andere mehrere, 3—16, endlich giebt es Keimbläschen mit viel größeren Zahlen bis zu 100 und darüber. AUERBACH (l. c.) unterscheidet demnach uni- und binukleoläre, (oligonukleoläre), plurinukleoläre und multinukleoläre Kerne. Die Säugetiereier und die der meisten Wirbellosen, im allgemeinen gesprochen die kleineren Eier, gehören zu den oligo- und höchstens plurinukleolären, während die großen meroblastischen Eier der Reptilien, ferner insbesondere die der Amphibien, sowie vieler Knochenfische und Ganoiden zu den multinukleolären zu rechnen sind.

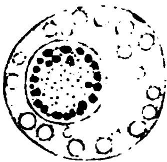


Fig. 88.

Fig. 88. Junges Ei von Anguilla vulgaris. Keimbläschen kugelig mit zahlreichen, verhältnismäßig großen Keimflecken an der Peripherie. Die hellen Stellen im Ooplasma entsprechen Oeltropfen. Nach OWSJANNIKOW (M. 2799), Taf. III, Fig. 26.

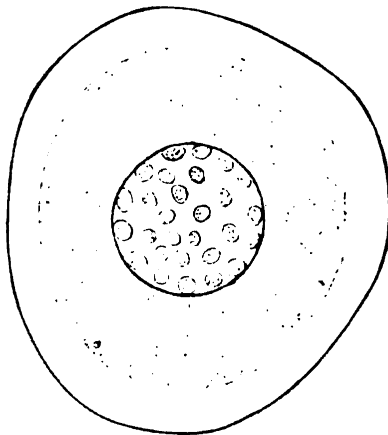


Fig. 89.

Fig. 89. Ei von Barbus vulgaris FLEM. Außen Dotterhaut, dann helle Zonoidschicht, dann schwach getrübte Innenschicht des Ooplasmas. Darin das große helle Keimbläschen mit zahlreichen Keimflecken. Nach HIS (419) Taf. II Fig. 1.

Man vergleiche hierzu die Figuren 76, 79, 81, 87, 88 und 89. Was die Eier der Vögel anlangt, so zeigt sich in denselben bis zu Keimbläschengrößen von 80—117 μ noch ein einfaches Kernkörperchen; von da ab scheint es einem Zerfalle in feinste Körnchen zu unterliegen, Holl (M. 1976). Vielleicht ist das nur ein noch weiteres Fortschreiten auf dem Wege der Zerteilung, wie ihn uns die Reptilien, Ganoiden u. s. w. aufweisen.

Ueber die Größenverhältnisse von Keimbläschen und Keimfleck wolle man, wie bemerkt, die Tabelle, s. w. u., vergleichen.

Es kann schließlich nicht genug betont werden, worauf insbesondere auch O. Hertwig (661, p. 45) aufmerksam macht, daß man kaum eine allgemein zutreffende Beschreibung von Kern und Kernkörperchen einer lebenden Eizelle wird geben können, da dieselbe in einem dauernd fortschreitenden Entwickelungsgange begriffen ist, in welchem sich Schritt für Schritt vor allem das Bild von Keimbläschen und Keimflecken ändert. Wir werden das beim Kapitel „Oogenese" näher darzulegen haben.

Wir verweisen zu eingehender Information über diesen Abschnitt, außer auf die p. 265 genannten Autoren: Haecker, Michel, Montgomery, Vigier und Obst, noch auf die zum Teil schon mehrfach citierten Arbeiten von Born (297), van Bambeke (M. 1936, 1937, 1939), Carnoy et Lebrun (321—323), Durante (M. 1962), R. Fick (363, 364), Flemming (366a), Frommann (M. 1967), Gurwitsch (393), Leydig (M. 1986, 1987), Löwenthal (M. 1989), Loyez (466a), Oellacher (M. 1919), Purkyně (M. 2005), Rein (M. 1276), Rückert (M. 3371), Stephan (566a), van der Stricht (573) und Ziegler (610).

Ueber die Bedeutung der Keimflecke vermögen wir wohl noch wenig Sicheres auszusagen. Haecker (653) diskutiert die drei bis jetzt geäußerten Meinungen, die er als Transportations-, Reservestoff- und Sekretionstheorie bezeichnet. Die Transportationslehre sieht die Nukleolen als Organe an, welche ihre Substanz bei Beginn der Zellteilung auf die sich bildenden Chromosomen übertragen, und sie später bei der Wiederbildung der Tochterkerne den Tochterchromosomen wieder entnehmen. Strasburger sieht die Nukleolensubstanz als einen Reservestoff an, aus dem das Kinoplasma der Zelle nach Bedarf entnehme. Haecker selbst huldigt der Sekretionstheorie, der zufolge die Nukleolen sich durch eine Art Abscheidung oder Abspaltung von dem Chromatingerüst des Kernes aus bildeten, und später, sei es in gelöster oder ungelöster Form, in das Cytoplasma überzutreten hätten. Wilson und Wheeler haben sich dieser Ansicht angeschlossen. Am weitesten geht neuerdings Poljakoff (519), der die Nukleolen als trophische Centren der Zellen betrachtet und sogar den Befruchtungsvorgang im wesentlichen als eine Vereinigung von Kernkörpern auffaßt.

Der Keimfleck wurde von Rudolf Wagner (588a) entdeckt. Er beschreibt ihn bei Säugetieren als ein beständig vorkommendes gelblich schimmerndes, dunkleres Gebilde Auch bildet er schon die öfters vorkommenden zwei Substanzen, eine hellere und dunklere ab und beschreibt sie bei Unio und Anodonta. Die mehrfachen Keimflecke bei Krebsen, Fischen und Batrachiern beschreibt Wagner gleichfalls bereits in seiner ersten Mitteilung. Beim Menschen hat Wagner den Keimfleck selbst nicht gesehen, vermutet aber richtig, daß er auch dort nicht fehle. Valentin endeckte ein Jahr später den Keimfleck beim Menschen (582b).

Auf die neuesten Angaben V. HAECKER's (396a) und CONKLIN's (331a), welche das regelmäßige Auftreten von mehrfachen und insbesondere von Doppelnukleolen bei den jungen Geschlechtszellen mancher Wirbelloser (Copepoden, Mollusken) betreffen, wird später (Oogenese) einzugehen sein.

Die Namen „Hauptnucleolus“ und „Nebennucleolus“ (Adventiv-Kernkörper) sind von den Autoren in verschiedenem Sinne gebraucht worden. HAECKER, auf dessen eingehende Darstellung (653, insbes. p. 105 ff.) ich wiederholt verweise, unterscheidet drei Typen von Eiern nach der Beschaffenheit ihrer Keimflecke: den ersten mit einem einzigen großen, central gelegenen „Hauptnucleolus“ = Echinodermen-Typus (hierher gehört auch Canthocamptus), den zweiten mit zahlreichen kleineren, meist wandständigen „Nebennukleolen“ = Vertebraten-Typus — (s. Figg. 85, 87, 88, 89), und den dritten mit einem aus zwei verschieden sich verhaltenden Stücken zusammengesetzten Doppelnucleolus (Amphinucleolus) = Lamellibranchiaten-Typus. Hierzu ist — siehe das vorhin Mitgeteilte — zu bemerken, daß manche Säugetiere und der Mensch dem 3. Typus angehören.

Daß die Nukleolen bei manchen Eiern in gewissen Stadien ihrer Entwickelung aus dem Keimbläschen in das Ooplasma austreten, wurde bereits S. 267 kurz erwähnt. Solche ausgetretene Nucleoli können sich längere Zeit noch unversehrt erhalten, und man hat sie dann als Metanucleoli bezeichnet. Insbesondere ist dies während des Reifeprozesses der Eier beobachtet worden. Vergl. u. a. HAECKER, Die Furchung des Eies von Aequorea forskalea, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XL, 1892 und No. 653, S. 111 ff., ferner W. M. WHEELER, The maturation, fecondation and early cleavage of Myzostoma glabrum Leuckart, Arch. de Biologie, T. XV. p. 1—77, 1898.

Die Bedeutung der Nukleolen anlangend, so scheint mir die Ansicht STRASBURGER's (Reservestofflehre), jedoch in der Form, wie sie R. FICK (364) vorgetragen hat, die richtige zu sein. Demnach stellen die Keimflecke Nukleinspeicher oder auch Nuklein-Laboratorien vor. In ihnen befinde sich das Chromatin in einer Art Ruhezustand, während es in den Federsträngen und Chromosomen in aktiver Form auftrete. STRASSER (708a) hält die Federstrangbildung für einen Reinigungsprozeß der Chromatinsubstanz.

Schon seit längerer Zeit sind mehreiige GRAAF'sche Follikel und zwei- und mehrkernige Eizellen bei Wirbellosen und Wirbeltieren bekannt gewesen. Ich will erst später, im Anschlusse an das Kapitel „Oogenese“, auf diese in mehrfacher Beziehung interessanten Bildungen eingehen.

Kerne in Dotter, wie sie (s. S. 256) KOHLBRUGGE von Reptilien beschreibt, fand jüngst WETZEL (599a) bei Pelias berus: er leitet sie auch von den Kernen der Granulosazellen ab, die in den Dotter gelangen (einwandern) und dort zerfallen, während die Kerne noch längere Zeit erhalten bleiben, jedoch größer werden und blasig erscheinen, mit wenig Chromatin. Auch Chromatinbröckel, die von zerfallenen und assimilierten Kernen noch übrig blieben, sind im Dotter von Pelias zu finden.

Die Lage des Keimbläschens anlangend, sei der kurzen Bemerkung S. 260 hinzugefügt, daß man als Gesetz für dieselbe aufstellen kann (HERTWIG'sche Regel), es suche stets die Mitte des Ei-

protoplasmas einzunehmen. Demnach wird es sich bei den Ureiern und jungen Oocyten aller Geschöpfe in der Eimitte halten müssen, ebenso bei den streng isolecithalen Eiern bis zum Eintritte der Reifungserscheinungen. Bei den polar differenzierten Eiern, z. B. bei den Amphibien und bei den meroblastischen Eiern, rückt es mit dem Eiprotoplasma, d. i. mit dem Keime, an den Keimpol und nimmt hier auch wieder dessen Mitte ein bis zum Eintritt der Reifung, wo es dicht unter die Oberfläche gelangt. Bei den centrolecithalen Eiern muß es nach der angegebenen Regel dauernd in der Mitte liegen, da es nur auf diese Weise die Mitte des als periphere Schale vorhandenen Keimes einnehmen kann.

Bezüglich weiterer Einzelheiten über Kern und Kernkörper sei noch besonders auf die Abhandlung von KORSCHELT: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zoolog. Jahrbücher, Abt. für Anatomie und Ontogenie, 1889, verwiesen.

Ueber den feineren Bau des Dotters finden wir noch genauere Angaben, betreffend Krokodilinen und Schildkröten, bei VÖLTZKOW (716 IV, S. 354) und MEHNERT (M. 3405), auf die ich noch ausdrücklich verwiesen haben möchte.

Die Namen „Subgerminalschicht“ und „Subgerminalhöhle“ rühren von MEHNERT her (l. c.); die letztere Höhle (Spalt) ist wohl von der „Furchungshöhle“ zu unterscheiden.

Beim Abschnitte „Dotter und Keimbläschen“ ist schließlich noch einer neueren Angabe HOLMGREN's zu gedenken. Außer den bereits vielfach beschriebenen fadenförmigen und netzähnlichen Bildungen (Pseudochromosomen), die mit dem Dotterkerne zusammenhängen (s. w. u.), erwähnt HOLMGREN (424), daß von außen her kanalförmige Bildungen in die Oocyten (bis jetzt nur bei Katzen untersucht) eindringen und mit den genannten Formationen des Dotterkernes in Verbindung stehen sollen. HOLMGREN selbst erinnert an die seit GOLGI bekannten Bildungen in den Nervenzellen (apparato reticolare), welche er selbst eingehend untersucht hat und bezüglich derer jüngst KOPSCH in den Sitzungsberichten der Berliner Akademie der Wissenschaften (1902) eine neue vortreffliche Untersuchungsmethode mit erschöpfendem Litteraturnachweise gegeben hat. Die betreffenden Aussagen HOLMGREN's über die Katzen-Oocyten sind, wie ich finde, noch unbestimmt gehalten, so daß man weitere Untersuchungen wird abzuwarten haben, ehe ein bestimmtes Urteil über diese Dinge gefaßt werden kann.

c) Dotterkern (Nucleus vitellinus), Sphäre (Idiozom), Centrosom, Centriolen und Verwandtes. Die hier unter c aufgeführten Bildungen fassen wir zusammen, weil sich durch neuere Untersuchungen, insbesondere seit BALBIANI, nahe Beziehungen zwischen ihnen, d. h. dem Dotterkern einerseits und der Sphäre mit Centrosomen und Centriolen andererseits, ergeben haben. Wir schließen hier unter der Rubrik „Verwandtes“ gleich noch andere im Ooplasma gefundene und beschriebene Dinge an, die teils ebenfalls Beziehungen zu dem Dotterkern erkennen lassen, teils in ihrer Stellung und Bedeutung noch unaufgeklärt sind. Es sind das: 1) Ausgetretene Kern- und Kernkörperchenteile, 2) eigentümliche, stäbchenförmige und spindelförmige Bildungen, 3) die Polarringe, 4) die Archiplasmaschleifen, Pseudochromosomen und Centralkapseln und 5) die Nebenkerne (Paranuclei).

Der **Dotterkern**, nucleus vitellinus, wurde von v. Wittich 1845 (609 II) bei Araneen entdeckt. Carus (323a) gab bald darauf den Namen „Dotterkern“. Es folgten dann die Untersuchungen von Cramer (333b). Gegenbaur (M. 1968 u. 1969) fand das Gebilde bei Vögeln, Lubbock (466c) bei Myriopoden. Die eingehendsten Studien machten Balbiani (M. 1932, M. 843, 273a u. b und 274) und Henneguy (405). Bei Letzterem, dann bei Jordan (437) und bei Schütz (M. 2011) finden sich weitere geschichtliche Mitteilungen. Auf die neueren Arbeiten wird alsbald einzugehen sein.

Nach den Befunden des Entdeckers und der ersten Beschreiber: v. Wittich, Carus und Cramer, muß unter Dotterkern ein relativ großes, gewöhnlich sphärisches Gebilde von dunklem Aussehen (bei durchfallendem Licht unter dem Mikroskope) verstanden werden, welches neben dem Kerne im Ooplasma gelegen ist und häufig eine feine konzentrische Streifung zeigt. Hierzu kommt, daß das Gebilde in seinem charakteristischen Hauptbestandteile mit der Ausbildung des Dotters in den nahezu reifen Eiern (größeren Oocyten) und in den Reifeiern zu schwinden pflegt. Ausnahmen sind allerdings vorhanden, jedoch selten.

Andere Bezeichnungen sind: „Balbiani’scher Kern“, „corps vitellin“, „corps de Balbiani“.

In den Eiern der meisten Tiere und auch beim Menschen sind Gebilde nachzuweisen, auf welche man die Bezeichnung „Dotterkern“ anwenden kann; immer mehr schmelzen die Fälle zusammen, in denen

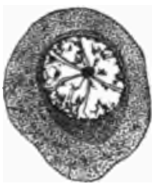


Fig. 90.



Fig. 91.

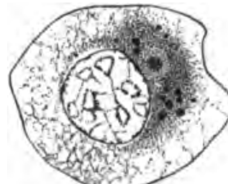


Fig. 92.

Fig. 90. Oocyte eines neugeborenen Mädchens. Um das helle Keimbläschen herum findet sich ringförmig das dunkel granulierte Dotterkernlager Couche vitellogène). Nach unten (in der Figur) ist dasselbe am stärksten ausgebildet. Im Keimbläschen ein dunkler Keimfleck.

Fig. 91. Oocyte aus dem Ovarium einer Erwachsenen, umgeben von den zugehörigen abgeplatteten Follikelepithelzellen mit ihren dunklen, gleichfalls abgeplatteten Kernen. Das helle, mit Gerüstfäden und zwei rundlichen, keimfleckähnlichen Körpern versehene Keimbläschen ist von einem starkentwickelten Dotterkernlager (Couche vitellogène) umgeben. Letzteres ist nach der rechten Seite der Figur am stärksten entwickelt und zeigt dort (ein wenig mehr nach oben) innerhalb einer helleren Zone den dunkleren Dotterkern. Außerdem eine Anzahl in der Figur dunkel erscheinende Fetttropfen. Bei c erscheint ein kleiner Spindelkörper hart am rechten Rande des Dotterkernlagers.

Fig. 92. Oocyte einer erwachsenen Frau. Der Dotterkern, umgeben von seiner helleren Zone, tritt innerhalb des ansehnlichen Dotterkernlagers sehr deutlich hervor. In letzterem außerdem dunkle Fetttropfen, ähnlich wie in Fig. 91. Das (helle) Keimbläschen läßt deutlich mehrere ringförmige Chromatinkörper, welche durch Chromatinfäden verbunden sind, erkennen.

Fig. 90, 91, 92 Obj. $^1/_{12}$ homogene Immersion Leitz, Ocul. No. 2 Zeiß. — Aus van der Stricht 572, Figg. 1, 3 u. Fig. p. 141.

man ihn nicht antrifft, obwohl er noch unter verwandten Arten bei der einen vorkommen, bei der andern fehlen soll. Insbesondere ist dies verwunderlich bei den Araneen, wo er z. B. bei Tegenaria, Lycosa u. A. in so auffälliger Form vorhanden ist — s. Fig. 98 —, während er bei Epeira und Meta bis jetzt nicht vorgefunden wurde.

Die Formverhältnisse und die Bestandteile des Dotterkerns, wie sie uns vor allen die neueren Untersuchungen VAN DER STRICHT's (572, 574), VAN BAMBEKE's (276) und HENNEGUY's (l. c.) ergeben,



Fig. 93.

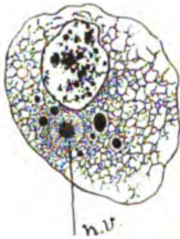


Fig. 94.

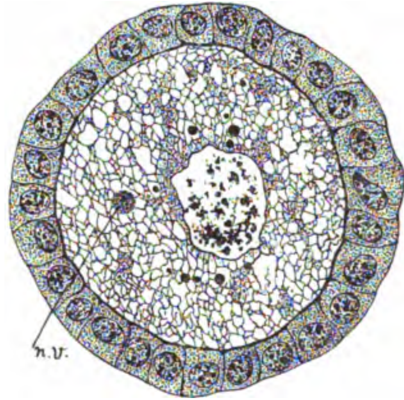


Fig. 95.

Fig. 93. Isolierter Dotterkern aus einer Oocyte eines 3-jährigen Mädchens samt der ihn umgebenden helleren Zone und dem auf einem dünnen, konzentrisch gestreiften Ring reduzierten Dotterkernlager. Vom Dotterkern gehen einige Strahlen aus. Ringsum dunkle Fettkörnchen.

Fig. 94. Oocyte einer Erwachsenen. Keimbläschen und Protoplasmanetz des Ooplasma. Das Dotterkernlager beginnt zu schwinden. Der Dotterkern selbst nebst einigen kleinen Strahlen und der helleren ihn zunächst umgebenden Substanz ist noch deutlich. Kleinere und größere dunkle Fetttröpfchen.

Fig. 95. Größere Oocyte einer Erwachsenen, umgeben vom Follikelepithel. Netzwerk des Ooplasma mit einigen Fettkörnchen. Links zwischen dem hellen Keimbläschen und dem Follikelepithel liegt in gleichem Abstande von beiden im Ooplasmanetze der nackte Dotterkern. Das gesamte Dotterkernlager ist im Ooplasma aufgegangen.

Figg. 93, 94, 95 Vergrößerung wie bei den Figg. 90—92. Aus VAN DER STRICHT (572), Figg. 6, 7, 8.

zeigen die Figuren 90—95 vom Menschen und 96, 97 und 98 von Tegenaria domestica. Dieselben sind sämtlich VAN DER STRICHT (572) entnommen, dessen für den Dotterkern des Menschen gegebenen Darstellung ich zunächst hier folge:

In jungen Oocyten von Neugeborenen tritt um den Kern als erstes eine nach Fixierung mit HERMANN'scher Flüssigkeit und Färbung mit Safranin dunkel erscheinende Substanz auf, welche den Kern (Keimbläschen) ringförmig umgiebt, so jedoch, daß der Kern exzentrisch gelagert ist (Fig. 90 vom Neugeborenen). VAN BAMBEKE (275) bezeichnet sie nach dem Vorgange von LEYDIG als „Couche pal-

léale" (Mantelschicht), MERTENS (477) geradezu als „Sphère attractive", VAN DER STRICHT als „Couche vitellogène", dem wohl die von mir (in den Figurenbezeichnungen) gewählte Benennung: „Dotterkernlager" entsprechen dürfte. In älteren Oocyten, Figg. 91, 92 und 93, tritt in diesem Lager da, wo dasselbe am stärksten entwickelt ist, eine sphärische, hellere Stelle auf — Zone pâle, VAN DER STRICHT —, inmitten derer dann als ein in Safranin sich sehr stark färbender kugliger, homogener, zuweilen granulierter Körper, der Dotterkern, erscheint. Inmitten dieses, von VAN DER STRICHT als solchen angesehenen Dotterkerns finden sich zuweilen 1—2 kleinere, sich noch lebhafter färbende Körperchen („Granulations" VAN DER STRICHT). Bei Neugeborenen erscheint der hier seltener als bei Erwachsenen ausgebildete Dotterkern bläschenförmig. Die sich stark färbenden Binnenkörperchen (Granulations) fand VAN DER STRICHT hin und wieder durch eine zarte Brücke verbunden. Die „Zone pâle" möchte er zum Dotterkern selbst gerechnet wissen.

Von dem Dotterkerne aus sieht man öfters feine radiäre Strahlen sich in die blasse Zone hineinerstrecken.

Die Mantelschicht oder das Dotterkernlager läßt eine Netzstruktur, ähnlich dem umgebenden Ooplasma, erkennen, nur viel dichtmaschiger, mit safranophilen Granula in den Maschen. Oefters sind die Maschenfäden konzentrisch, entweder zum Keimbläschen oder zum Dotterkern (Fig. 93) angeordnet.

Im weiteren Entwickelungsverlaufe treten nun in dem Dotterkernlager sphärische, in der HERMANN'schen Flüssigkeit fast schwarz gefärbte Körper auf, die VAN DER STRICHT als „boules graisseuses" bezeichnet und deren Erscheinen er als Beginn der Dotterbildung ansieht. Stehen sie in der That zur Dotterbildung, wie ich gleichfalls anzunehmen geneigt bin, in Beziehung, so fragt es sich, ob ihre Bezeichnung als „Fettkügelchen" ohne weiteres zuzugeben ist. Es wäre wohl zu erwägen, ob man sie nicht besser als „Dotterkügelchen" benennen müßte. Ihr Auftreten ist zuerst vorzugsweise an eine ringförmige Zone geknüpft, welche die „Zone pâle" unmittelbar umgiebt; später treten diese „Dotterelemente", so wollen wir sie einmal hier aufführen, auch im übrigen, mehr peripherisch gelegenen Teile des Dotterkernlagers auf.

Oft begegneten die Autoren, ich nenne vor Allem BALBIANI und VAN DER STRICHT, — aber auch SCHÜTZ (M. 2011 und MERTENS 477) sprechen davon — mehrfachen (doppelten bis vierfachen) Dotterkernen innerhalb entweder einer einzigen oder für jeden Dotterkern besonderen „Zone pâle".

Mit dem weiteren Wachstum der menschlichen Oocyte beginnt, unter zunehmender Ausbildung von Dotterkügelchen, das Dotterkernlager zu schwinden (Fig. 94). Es ist schwer zu sagen, in welcher Weise dies geschieht. VAN DER STRICHT spricht von einer „Desagregation" oder auch von einer „Umformung" der Substanz des Dotterkernlagers in Dottersubstanz unter weiterer Dotterkügelchenbildung. Man könnte somit sagen, die Masse des Dotterkernlagers gehe in das Ooplasma auf, indem wir das Wort „Ooplasma", welches bereits 1887 von WHITMAN (M. 1295) gebraucht wird, im Sinne von KORSCHELT und HEIDER (vergl. hier p. 228) verwenden. Denn bei diesem „Aufgehen" kommt sehr wahrscheinlich nicht nur eine Umformung in Deutoplasma, sondern auch in Keimsubstanz des

Eies, in Eiprotoplasma, in Betracht. Schließlich, bei Oocyten, deren Follikelepithel schon kubische Form angenommen hat (s. Fig. 95) und mehrschichtig zu werden beginnt, ist nur noch der Dotterkern selbst, der gleichsam nackt im Ooplasma gelegen ist, erhalten. VAN DER

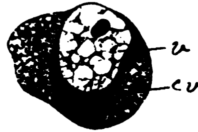


Fig. 96.

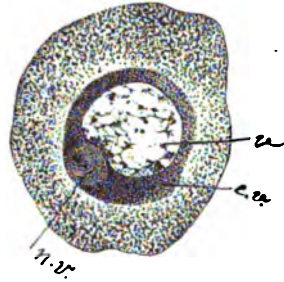


Fig. 97.

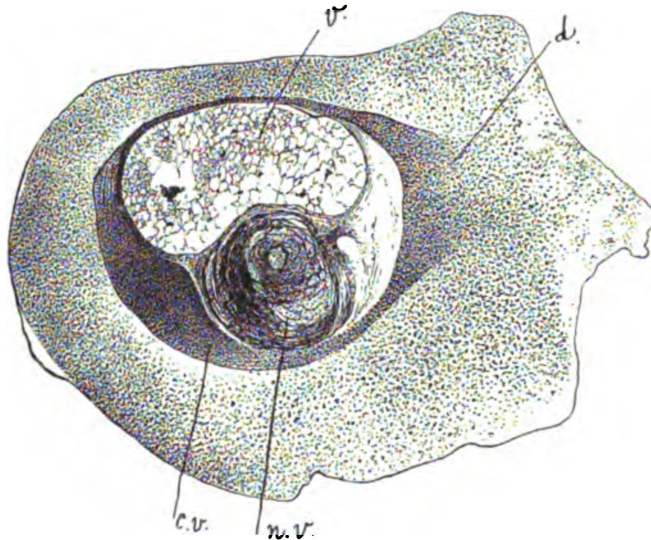


Fig. 98.

Fig. 96. Junge Oocyte von Tegenaria (domestica? — die Art ist von VAN DER STRICHT nicht ausdrücklich angegeben). Das helle mit Keimfleck und Gerüst versehene Keimbläschen (*v*) ist halbmondförmig von einem dunkelgranulierten Hofe = Dotterkernlager (*cv*) umgeben.

Fig. 97. Weiter entwickelte Oocyte derselben Species. Bei *nv* sieht man im Dotterkernlager (*cv*) einen Dotterkern mit einem tiefdunklen Granulum auftreten. *v* Keimbläschen.

Fig. 98. Noch weiter vorgeschrittene Oocyte von Tegenaria; der Dotterkern (*nv*) hat seine größte Ausbildung erlangt. Bei *d* sieht man das „Aufgehen" der Dotterkernlagersubstanz in das Ooplasma. *v* Keimbläschen. *cv* Dotterkernlager.

Nach einer Bemerkung des Autors sind die Figuren 90—98 — s. VAN DER STRICHT 572, S. 131 — mit derselben Vergrößerung: LEITZ, homog. Imm. $^1/_{12}$, Oc. 2, Zeiß, wiedergegeben.

STRICHT vermochte es nicht zu entscheiden, ob derselbe noch vor Ausstoßung der ersten Polocyte gänzlich schwindet. — Ich bemerke, daß in den hier kopierten Figuren VAN DER STRICHT's, die im Inneren der wirklichen Dotterkerne vorfindlichen „Granulations" nicht mit wünschbarer Deutlichkeit zum Abdrucke gekommen sind. —

Vergleichen wir nun mit dieser Beschreibung die Befunde, wie sie VAN DER STRICHT selbst beim Tegenaria-Ei, dem klassischen Objekte für die Untersuchung eines echten unbezweifelten Dotterkernes, erheben konnte, so ist eine Uebereinstimmung bis in Einzelheiten hinein unverkennbar. (vergl. die Fig. 96, 97 und 98.) Fig. 96 entspricht durchaus Fig. 90 (Mensch), Fig. 97 gleicht Fig. 91 (Mensch), abgesehen vom Fehlen der Dotterkügelchen im Dotterkernlager; aber wir finden in Fig. 12 VAN DER STRICHT's, die hier nicht mit aufgenommen ist, auch diese „boules graisseuses"; Fig. 98 endlich zeigt den vollentwickelten Dotterkern, wie er bei den Spinnen vorkommt. Daß derselbe so bedeutend an Masse den menschlichen Dotterkern übertrifft, kann selbstverständlich nicht gegen eine Vergleichung angeführt werden. Uebrigens wurden, wie im Vorhergehenden mitgeteilt, die konzentrischen Streifungen auch beim Menschen gefunden.

Aehnliche Bilder vom Dotterkern bei anderen Tierklassen sind von verschiedenen Autoren gezeichnet und beschrieben worden. Wir nennen hier noch: BALBIANI (ll. cc.), HENNEGUY (l. c.), D'HOLLANDER (423a), MUNSON (489a) und GURWITSCH (393).

In einigen Beziehungen abweichende Befunde ergeben die neuesten Beobachtungen VAN DER STRICHT's über den Bau der Oocyten bei Fledermäusen (574 V), auf welche wir gleichfalls näher eingehen müssen.

Hier sieht man zuerst bei den jüngeren Oocyten eine exzentrisch zum Kern gelagerte dichtere Dottermasse, in welcher ein durch Eisenhämatoxylin gut färbbarer rundlicher Körper (Centrosoma, VAN DER STRICHT), der inmitten noch ein kleines „Centralkörperchen" enthält, erscheint. Beides zusammen, Centrosom und Centralkörperchen, nimmt VAN DER STRICHT für den Dotterkern (noyau de BALBIANI). Um diesen herum findet man, von einer zarten Membran umgeben, eine „Zone claire"; dieses sei die Sphère attractive E. VAN BENEDEN's. Später treten rings um die Sphäre fadenförmige, verschlungene, in Safranin lebhaft rot, in Eisenhämatoxylin stark blau sich färbende Fäden auf, die eine Art Korb um dieselbe bilden. Diese Fäden sind die zuerst von F. HERMANN als Archoplasmaschleifen und jüngst von M. HEIDENHAIN (109), insbesondere bei den Samenbildungszellen von Proteus beschriebenen „Pseudochromosomen" s. w. u. Ich möchte nicht bezweifeln, daß auch die von H. v. WINIWARTER (609) an der Peripherie der Sphären (Idiozome) menschlicher Oocyten abgebildeten Fäden (609, p. 131, Figg. 94—96) hierher zu rechnen sind.

VAN DER STRICHT beschreibt nun weiter, daß diese Fäden sich dichter zusammenlagern und sich vom Dotterkern ein wenig entfernen (oder daß der letztere irgendwie aus diesem Faserkorbe, der mehr und mehr eine kompakte Masse darstellt, heraustritt). In dieser Gestalt bildet die Fadenmasse ein kernähnliches Gebilde, welches VAN DER STRICHT als „Pseudonucleus" bezeichnet; dies Gebilde hat niemals eine Membran und unterscheidet sich dadurch scharf vom

Keimbläschen. In einem folgenden Stadium zerfällt der Pseudonucleus wieder in seine Fäden, die nun aber kürzer und dicker erscheinen und sich im ganzen Ooplasma verbreiten, sich auch weniger intensiv färben. Endlich schwellen die im Ooplasma verteilten Pseudochromosomen zu unregelmäßig geformten Massen (amas ou boyaux vitellogènes, VAN DER STRICHT) an. Sie zeigen sich dann aus feinsten Mikrosomen zusammengesetzt, die VAN DER STRICHT mit der „Mitochondria" BENDA's (p. 171) vergleicht, ohne sie jedoch identifizieren zu wollen. Nach und nach zerfallen die „amas vitellogènes", also die ursprünglichen Pseudochromosomen, in diese Mikrosomen, welche sich in den Wabenwänden[1]) des Ooplasma verteilen.

VAN DER STRICHT ist der Ansicht, daß wenigstens ein Teil des Deutoplasmas von den Mikrosomen der Pseudochromosomen gebildet werde; über die Bildungsweise selbst vermag er aber nichts auszusagen. Das, was er selbst als „Dotterkernlager" (couche vitellogène) beim Menschen und bei Tegenaria, VAN BAMBEKE in gleicher Weise bei Pholcus, beschrieben hat, homologisiert er mit dem Pseudochromosomenfadenwerk der Fledermäuse, welches hier ja ebenso den Dotterkern umgiebt, wie das Dotterkernlager dieselben Bildungen bei den Oocyten des Menschen und denen der Spinnen.

Ist dem aber so, dann ist doch noch ein Unterschied zu konstatieren. Nach der vorhin wiedergegebenen Schilderung VAN DER STRICHT's entsteht beim Menschen und bei Tegenaria zuerst das Dotterkernlager, dann erst der Dotterkern; bei den Fledermäusen würde das Umgekehrte der Fall sein.

Hier ist noch zu erwähnen, daß nach BOUIN (299a) u. A. — s. die Diskussion zum Vortrage VAN DER STRICHT's (574 V, p. 7) — die Pseudochromosomen sich auch ganz unabhängig von einem Dotterkern im Ooplasma, meist allerdings zunächst um das Keimbläschen herum, bilden können.

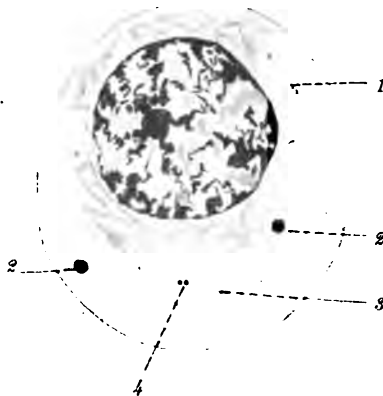


Fig. 99. Ei (Oocyte) eines 12-tägigen Meerschweinchens (Cavia cobaya). 1. Ooplasma. 2. Zwei sich in Eisenhämatoxylin stark färbende kleine Körper unbestimmter Art[2]). 3. Idiozom, Dotterkern, mit 4. zwei Centralkörperchen. Außerdem der verhältnismäßig große Kern (Keimbläschen) mit den ihn ganz erfüllenden Chromatinfäden, Netzknoten und einem größeren Karyosom. Seibert, Apochromat 2 mm, Comp. Oc. 12. Nach GURWITSCH (393), Taf. XVI, Fig. 1.

Nach der hier wesentlich auf Grund der Beobachtungen VAN DER STRICHT's gegebenen Darstellung zeigt der Dotterkern eine Verbindung mit denjenigen Bildungen, welche wir unter dem Namen Sphären, Centrosomen und Centriolen kennen und von denen alsbald genauer die Rede sein wird. Ganz anders lautet indessen die neueste

1) VAN DER STRICHT schreibt dem Ooplasma der Fledermauseier einen wabigen Bau zu (structure pseudoalvéolaire).

2) GURWITSCH meint, daß sie vielleicht den „chromatischen Nebenkörpern", wie sie von NIESSING, v. LENHOSSÉK (142, p. 258), MOORE und MEVES beschrieben wurden, vergl. p. 178 letzte Alinea, entsprechen dürften.

Angabe v. WINIWARTER's (609 I) über den Dotterkern des Kaninchens.

Dieser zufolge ist in fast allen Oocyten des Kaninchens etwa vom 10. Tage der Geburt an bis zur 6.—7. Woche ein unzweifelhaftes Idiozom mit Centrosom und Centriolen vorhanden, s. Fig. 100. Am Rande des Idiozoms finden sich zahlreiche dunkle Granula. In den Oocyten der 4. Woche zeigt sich aber noch ein zweiter sphärischer Körper mit heller Peripherie und tief dunklem Centrum; diesen erklärt v. WINIWARTER für den BALBIANI'schen Kern, den Dotterkern. Offenbar ist dieser Körper dasselbe, man vergleiche Fig. 99 und Fig. 100, was GURWITSCH (393) als einen nicht näher bestimmbaren chromatoiden Körper bezeichnet hat.

Für den Menschen, s. l. c. p. 402, stimmt — dies sei besonders hervorgehoben — v. WINIWARTER mit VAN DER STRICHT bezüglich dessen, was als Dotterkern anzusehen sei, ganz überein, indem er

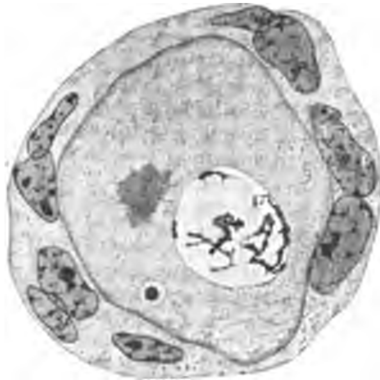


Fig. 100. GRAAF'scher Follikel eines 4 Wochen alten Ovariums von *Lepus cuniculus*. Links und ein wenig nach oben vom Keimbläschen ein dunklerer zackiger Körper mit 2 kleinen Granulis, je in einem etwas lichteren Hofe = Sphäre (Idiozom) mit 2 Centrosomen und Centriolen. Unterhalb des Keimbläschens nahe der Peripherie des Ooplasmas ein dunkler kugliger Körper mit hellem Hofe, nach v. WINIWARTER = dem Dotterkern. Zeiß, Apochrom. Obj. 2,0 mm; Apert. 1,30; Ocul. compens. 8; Tub. 160 mm. Fig. 3 (aus v. WINIWARTER [609 I]).

hier das Idiozom als den Dotterkern annimmt. So wären denn der Dotterkern des Menschen und der des Kaninchens zwei gänzlich verschiedene Gebilde, was anzunehmen doch sein Bedenken hat. Richtig ist ja, daß E. VAN BENEDEN, der den fraglichen Körper der Kaninchenoocyte zuerst sah, dann BALBIANI, HENNEGUY u. A. dasselbe Gebilde für den Dotterkern nahmen, was jetzt auch WINIWARTER dafür erklärt. Aber es fragt sich doch, ist denn dieser Körper, der in der GURWITSCH'schen Abbildung doppelt vorhanden ist, in der That ein Dotterkern? Ist er dem Dotterkern der Araneen homolog zu setzen, oder ist er etwas ganz anderes, z. Z. noch nicht sicher bestimmbares? Wir haben — vgl. p. 177 ff. — bei der Spermiogenese so mancherlei Bildungen, die ich unter der Bezeichnung „Nebenkörper" zusammengefaßt habe, in den Samenzellen auftreten gesehen, daß es nicht Wunder nehmen könnte, auch bei den homologen Zellen, den Eizellen, noch derartige Dinge, die weder ein Idiozom noch ein Dotterkern sind, anzutreffen. — Nicht unerwähnt soll indessen bleiben, daß MERTENS (476, 477) bei Vogeleiern auch zwei Körper ganz ähnlichen Verhaltens wie sie GURWITSCH und v. WINIWARTER abbilden, aufgefunden hat und sie so deutet wie der Letztere: den größeren mit dem Centriol als Sphaere (Idiozom), den kleineren als Dotterkern.

Es ist zur Zeit schwierig, einen Entscheid zu treffen; wir werden auf diese wichtige Frage zurückkommen, wenn wir das Centrosom der Eizelle besprochen haben; vorher sollen noch einige Thatsachen bezüglich der Dotterkerne angeführt werden.

Die Größe der Dotterkerne ist sehr verschieden, und es läßt sich um so weniger darüber sagen, als der Begriff dessen, was wir Dotterkern nennen sollen, keineswegs feststeht.

Unter der Bezeichnung „noyaux vitellins accessoires" — accessorische Dotterkerne — beschreibt van der Stricht bei Spinneneiern kleinere. konzentrisch geschichtete Dotterkerne, welche sich in Fragmenten der couche vitellogène, die im Ooplasma sich verteilt haben, entwickeln. Mehrfache Dotterkerne haben auch Munson (l. c.) bei Limulus, Blochmann bei Ameisen (M. 1951), Stuhlmann (M. 2016) und Jordan (437) bei Diemyctylus viridescens (Batrachier) sowie Korschelt und Heider — s. darüber 666a, p. 268 — angetroffen; dieselben sind gewöhnlich an der Peripherie der Eizelle gelegen. Von einzelnen Beobachtern, Blochmann (l. c.), Leydig (M. 1987), und Balbiani (ll. cc.), sind sie auf sprossenartig am Kern entwickelte und abgeschnürte Stücke zurückgeführt worden. S. w. u. unter „Ausgetretene Kernstücke".

In dem großen, glänzenden, in so charakteristischer Weise konzentrisch geschichteten Dotterkerne von Tegenaria sind noch dichtere Centren zu sehen, die zuweilen als Zwillingsbildungen auftreten. Das ganze Gebilde zeigt gelbliche Färbung, quillt in gewöhnlichem kalkhaltigen Wasser und Essigsäure bedeutend auf, löst sich dagegen in kurzer Zeit in Mineralsäuren sowie in destilliertem Wasser. Seine Substanz steht der des Leucins offenbar nahe, Schütz (M. 2011).

Lediglich, um vor einer Verwechslung zu warnen, sei darauf hingewiesen, daß man mit dem Namen „Dotterkerne" auch diejenigen echten Kerne bezeichnet, welche bei der Furchung meroblastischer Eier, aber auch bei Amphibien (Braus, Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 9), in den subgerminalen Schichten des Dotters („Dottersyncytium" H. Virchow) auftreten und in diesen scheinbar nackt liegen: Merocytenkerne (Rückert), Nebenspermakerne (Oppel, Braus). Vgl. O. Hertwig, Lehrb. d. Entwickelungsgeschichte, 7. Aufl., p. 76 u. 78.

Die physiologische Bedeutung des Balbiani'schen Dotterkerns anlangend, so ist derselbe, wie auch sein Name andeutet, meist, und zwar schon bald nach seiner Entdeckung, mit der Bildung des Dotters (Deutoplasmas) in Verbindung gebracht worden, so von Carus, Leydig, Gegenbaur, und neuerdings insbesondere von van Bambeke in seiner wertvollen Arbeit über den Dotterkern von Pholcus (276) und von van der Stricht; vgl. das vorhin Mitgeteilte. Wenn wir auch über das „Wie" dieser Bildung noch nicht im Klaren sind, so sprechen doch das Auftreten von dotterkörperähnlichen Kügelchen innerhalb des Dotterkernlagers, verbunden mit der Verteilung und schließlichen Auflösung desselben und des Dotterkernes selbst im Ooplasma, wobei letzteres wächst und mit Dotterelementen durchsetzt wird, sehr eindringlich für diese Auffassung. O. Hertwig (416a) hat den Dotterkern von Rana unter der Bezeichnung „Dotterkonkrement" geradezu als eine Ansammlung von Nährstoffen bezeichnet.

Es kann bei verschiedenen Tieren sehr lange Zeit vergehen, bis der Dotterkern völlig aufgelöst ist, wie denn BALBIANI nachwies, daß die jungen, eben ausgeschlüpften Tegenarien noch einen Rest des Dotterkerns ihres Muttereies in der in ihrem Hinterleibe befindlichen Dottermasse tragen.

Sphärenapparat. Mit der Bezeichnung „Sphärenapparat„ möchte ich für die Geschlechtszellen, wie für die Zellen überhaupt, diejenige komplizierte Bildung bezeichnen, deren Mittelpunkt die „Centralkörperchen" — den Namen ganz allgemein gebraucht — darstellen. Nehmen wir alles übersichtlich zusammen, was dazu gehört, so ist zu unterscheiden — vgl. Fig. 101 — 1) das Centralkorn (Centriolum, Centriol), 2) das Centrosom (Centrosoma), 3) die Sphäre (Sphaera), welche neuerdings aus den p. 177 an-



Fig. 101.

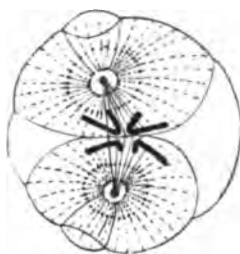


Fig. 102.

Fig. 101. Schema des Sphärenapparates der Eizelle von Ascaris megalocephala, wie sie sich bei der ersten Furchungsteilung darstellt, nach BOVERI. Man sieht die erste Furchungsspindel mit 4 Chromosomen in deren Aequator. In der Nähe beider Pole befindet sich der Sphärenapparat mit Centriol, Centrosoma und Sphäre. Näheres im Text.

Fig. 102. Dasselbe nach E. VAN BENEDEN. Näheres im Text. Beide Figuren entlehnt aus HAECKER (653), p. 63, Fig. 44 u. 45.

gegebenen Gründen von MEVES bei den Geschlechtszellen mit dem allgemein angenommenen Terminus Idiozom (Idiozoma) benannt worden ist.

Wir sehen in der Fig. 101, welche die Auffassung des Sphärenapparates nach BOVERI (622b) wiedergiebt, den dunkel gehaltenen Sphärenapparat an jedem Pole der in der ersten Furchungsteilung begriffenen Eizelle. Von ihm geht eine doppelte Strahlung aus, und zwar die Asterstrahlung (Sternstrahlung) radienförmig nach allen Seiten in das Ooplasma hinein, und die Furchungsspindelstrahlung, kurzweg Spindelstrahlung, von einem Sphärenapparate zum anderen.

Im „Aequator" der Spindelstrahlung sieht man 4 Chromosomen. Der Sphärenapparat selbst zeigt zu äußerst einen größeren dunkelkörnigen Ring, worauf ein kleinerer heller Ring folgt. Beides zusammen bildet die Sphäre, sphère attractive E. VAN BENEDEN's, welcher die dunkle Partie als „zone corticale" (Rindenschicht), die helle als „zone médullaire" (Markschicht der Sphäre) benannt hat. Die hellere Schicht zeigt fast gar keine Körnelung und nur eine undeutliche Strahlung; doch lassen sich nach BOVERI die Strahlen bis zu dem von dem hellen Ringe umschlossenen, dunkleren Scheibchen

oder Kügelchen verfolgen; letzteres ist das von Boveri genau präcisierte und unterschiedene Centrosom. Innerhalb dieses Centrosoms sieht man nun (Fig. 101), am besten nach Färbungen mit Safranin oder mit dem Eisenhämatoxylin M. Heidenhain's, ein scharf begrenztes, sich sehr intensiv färbendes, kleines kugeliges Körperchen, das Centralkorn (Centriol) Boveri's.

E. van Beneden, der mit Neyt (288a) die erste genaue Schilderung des Apparates gegeben hat, weicht insofern von Boveri ab, als bei ihm eine Unterscheidung von Centrosom und Centriol noch nicht vorkommt. Das in Fig. 102 inmitten der hellen zone médullaire gelegene dunkle Centralgebilde, an welches sich die Spindelstrahlen ansetzen, ist von van Beneden zuerst als Polkörperchen, „corpuscule polaire", bezeichnet worden; später nannte er es (288a, p. 52) „corpuscule central". Außerdem unterscheidet er nur noch die Sphäre mit ihrer Rinden- und Markschicht.

Die Figur 102 ist von Haecker, dem ich sie entlehnt habe, insofern nicht völlig getreu wiedergegeben, als bei E. van Beneden die Rindenschicht der Sphäre auch einen dunklen Ton, freilich ohne Granulation, hat (288a, Taf. VI, Fig. 2).

Solche Sphärenapparate werden in mehr oder minder vollständiger Ausbildung, indem öfters nur Centrosomen mit Centriolen erkennbar sind und die Sphäre selbst verschieden deutlich hervortritt, vielfach bei den in Teilung begriffenen Oogonien, aber auch bei den Oocyten, wo sie bei vielen Tieren mit der Oocyte selbst bedeutend heranzuwachsen pflegen, gefunden. Ich nenne die Arbeiten von F. M. Mac Farland (s. bei Boveri, 622b), betreffend die Oocyten von Diaulula sandiegensis (Opisthobranchia), von van der Stricht (570a u. 574) und Schokaert (543a) bei Thysanozoon Brocchi (Planarien) und bei Echiniden, von Fürst (642a), ferner die Oogonien von Ascaris megalocephala, Moszkowski (488a) und ihr Vorkommen bei demselben Nematoden an den Richtungsspindeln, wo sie von Fürst und Boveri als regelrechter Befund in Abrede gestellt wurden. Auch Lebrun (M. 3152) fand sie hier. Sonst sind Carnoy und Lebrun der Meinung, daß die Centrosomen keine besonderen und dauernden Zellbestandteile seien, sondern sich bei jeder Zellteilung neu, und zwar aus dem Kern heraus bilden, um nach geschehener Teilung wieder zu verschwinden. Sphärenapparate bei den Oogonien und Oocyten von Wirbeltieren und dem Menschen beschreiben Gurwitsch (s. Fig. 99), van der Stricht (572) als Dotterkern, ferner Meves (478) Sobotta (561, Anm. p. 26) und v. Winiwarter (609 u. 609 I). Nach Petrunkewitsch (514b) haben auch die parthenogenetischen Oocyten von Artemia salina (Crustacea) ein Centrosom; ob mit Centriol, wird nicht angegeben und ist auch aus den Abbildungen nicht ersichtlich.

Was die Struktur der einzelnen Teile des Sphärenapparates anlangt, so ist von den kleinen Centriolen kaum etwas bekannt; nur wäre zu erwähnen, daß v. Erlanger (Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. LIX, 1897) und Haecker (653, p. 90 ff.) dieselben als „bläschenförmig" darstellen. Das Centrosom ist Boveri meist homogen erschienen, in anderen Fällen feinschaumig, wie es auch v. Erlanger l. c., ferner R. Hertwig (bei Actinosphaerium), Griffin (bei Thalassema), Sobotta (bei Amphioxus) schildern.

An der Sphäre, d. i. der Centrosomenhülle, dem Idiozoma von MEVES, müssen, wenn wir von einer Trennung in eine Rinden- und Markschicht, die nicht immer durchzuführen ist, einmal absehen, jedenfalls zwei substantielle Dinge unterschieden werden: die Strahlen und eine zwischen den Strahlen liegende Substanz. Nur sind wir darüber noch nicht sicher, ob die Substanz, aus der die Strahlen bestehen, nicht etwa dieselbe ist wie die zwischen den Strahlen befindliche. So giebt E. VAN BENEDEN (288a, p. 55), der stets den strahligen Bau der Sphäre hervorhebt und von einer besonderen Sphärensubstanz nicht spricht, an, daß nach Behandlang mit starker Essigsäure, wahrscheinlich durch Zerstörung der Strahlenfibrillen und Zerfall derselben in Granula, die Sphäre als ein granulierter Körper erscheine. BOVERI nimmt außer den Strahlenfäden noch eine besondere Sphärensubstanz, die er „Archoplasma“ (richtiger: „Archiplasma“, BENDA) nennt, an, läßt es jedoch in seiner neuesten Publikation (622b, Anm. zu p. 116) unentschieden, ob diese Substanz etwas Besonderes, von der des übrigen Zellenleibes Unterschiedenes sei, oder ob sie aus dem übrigen Protoplasma unter dem Einflusse der Centrosomen + Centriolen sich erst bilde. „Unter allen Umständen aber“, sagt BOVERI, „findet eine Ansammlung dichterer Zellsubstanz um die Centrosomen und Zurückdrängung von Zwischensubstanz statt.“

In dem Sphärenapparate der Samenzellen und der Eizellen sind die Centrosomenhüllen, d. i. die Sphären, substantiell deutlich zu unterscheiden; wir wissen, worauf schon E. VAN BENEDEN (l. c.) hinweist, daß sie besondere Farbaffinitäten haben und daß sie bei den Samenzellen in Bröckel zerfallen, die sich im Zellprotoplasma verteilen, daß hier die Strahlen vielfach zurücktreten, und daß diese Substanz bei der Bildung des Perforationsapparates der Spermien eine Hauptrolle spielt (p. 177 u. 188). Wir werden alsbald sehen, worauf schon bei der Betrachtung des Dotterkerns kurz hingewiesen wurde, daß dieselbe Substanz es ist, welche im wesentlichen bei den Eizellen die Dotterkernmasse darstellt.

Dies besondere Verhalten der Sphären bei den Geschlechtszellen ist die Ursache gewesen, weshalb v. ERLANGER (l. c.) unter dem Namen „Centrodeutoplasma“ und bald darauf MEVES unter der gangbar gewordenen Bezeichnung „Idioplasma“, die wir hier ebenfalls verwenden, die Sphärensubstanz dieser Zellen besonders ausgezeichnet hat. In Kürze ist schon p. 177 darauf hingewiesen worden; für eine eingehendere Kenntnisnahme dieser Gründe verweise ich auf den Bericht von MEVES (166a).

Eine der wichtigsten Fragen beim Sphärenapparat ist die nach dem Verhalten des Centriols (Centralkorns) zum Centrosom. Wir haben gesehen, daß BOVERI beide Gebilde scharf unterscheidet; auch verwahrt er sich dagegen, daß etwa E. VAN BENEDEN's „corpuscule polaire“ oder „corpuscule central“ seinem Centriol entspreche. Die Sache ist deshalb so wichtig, weil es darauf ankommt, ob das Centriol es ist, dem die physiologischen Leistungen des Sphärenapparates im wesentlichen zugeschrieben werden müssen, oder das Centrosoma.

BOVERI selbst (622b, p. 119, 129 ff., 159 u. a.) vindiziert offenbar seinem Centrosom die Bedeutung, auf die Sphärenradien und damit unmittelbar auf den Ablauf der Zellteilung einzuwirken. Ueberall, wo

er von der Beziehung des Sphärenapparates zur Zellteilung spricht, ist das Centrosom als der die Teilung energetisch beherrschende Körper hingestellt; das Centriol aber ist Teilungsorgan des Centrosoms. Es heißt u. a. p. 119: „Das Centriol kann weder als Insertionspunkt der Radien (der Sphäre) noch als Erregungscentrum für dieselben angesehen werden. Die ganze Beziehung zur Sphäre liegt dem Centrosom ob; das Centriol dagegen hat in diesem die Funktion eines Central- und Teilungsorgans".

Boveri sieht demzufolge die Centrosomen als allgemein den Zellen zukommende und dauernde Organe derselben an.

Nun hat aber jüngst Meves (673b), wie mir scheint, mit triftigen Gründen, die Behauptung aufgestellt, daß die von Flemming (639 I) in den tierischen Gewebszellen entdeckten Doppelkörnchen, die später von M. Heidenhain, Meves selbst u. A. bestätigt wurden, und die Boveri als Centrosomen ansehen möchte, nicht als solche, sondern als Centriolen zu betrachten seien. Nach Meves wären in den meisten Zellen, und darunter auch in den männlichen Geschlechtszellen, überhaupt keine Centrosomen im Sinne Boveri's vorhanden. Mit Rücksicht darauf hat denn auch Meves in seinen letzten Arbeiten über die Spermiogenese nicht mehr die Bezeichnung „Centrosom", sondern „Centralkörperchen" verwendet. Meves giebt dabei zu, daß Boveri recht hat, wenn er es ablehnt, daß das, was E. van Beneden „Centralkörperchen" genannt hat, von ihm (Boveri) als Centriol genommen worden sei. Meves wird deshalb überall da, wo jene charakteristischen „Doppelkörnchen" Flemming's in Frage kommen, sie fortan mit den Boveri'schen Namen „Centralkörner" oder „Centriolen" bezeichnen. Ich führe das hier ausdrücklich an, weil demzufolge alles das, was im Abschnitte „Sperma" von den Umbildungen der „Centrosomen" zu Halsstücken und Teilen am Achsenfaden gesagt ist, streng genommen, auf „Centriolen" bezogen werden muß. Ich habe die Namen „Centrosom", „Centralkörper", „Centralkörperchen" bei der Abfassung der betreffenden Absätze, ebenso wie die Meisten, noch unterschiedslos gebraucht. Die Notwendigkeit einer strengeren Scheidung stellt sich nunmehr heraus. Das ist das eine, was hier zu bemerken wäre. Zum anderen wirft sich die Frage auf: Sind denn nun die echten Centrosomen Boveri's da, wo sie, wie z. B. bei den Oocyten von Diaulula, bei Sida u. a., vorkommen, dauernde und für die Zellteilung wertvolle Zellorgane? Muß nicht auch hier die ihnen zugewiesene Bedeutung auf die gleichfalls stets vorhandenen Centriolen übertragen werden? Müßte das geschehen, dann bleibt kaum etwas anderers übrig, als die Centrosomen Boveri's noch zu den Sphären, bezw. Idiozomen zu zählen. Irre ich mich nicht, so geht das auch aus der Beschreibung van der Stricht's (572) hervor.

Ich übergehe hier, da wir ja keine vollständige Geschichte des Sphärenapparates zu geben haben, die so sehr verschiedenen einander widersprechenden Meinungen über die Entstehung der einzelnen Bestandteile desselben, möchte aber doch zweierlei anführen: Einmal, daß Boveri (l. c. p. 78) das Centriol als eine durchaus selbständige Bildung betrachtet, das nicht etwa durch Wachstum zu einem Centrosom werden könnte, in welchem dann wieder auf endogenem Wege neue Centriolen entstünden. Zum anderen ist von verschiedenen Seiten eine spontane und sogar eine künstliche Neubildung von „Centralkörpern" — ich gebrauche diesmal das Wort ganz all-

gemein, nicht in scharf umschriebenem Sinne — inmitten des Ooplasma beobachtet und experimentell zu Wege gebracht worden, wofür auf die Angaben CARNOY's (321—323), MEAD's (475a), DE MORGAN's (485c u. d) und LOEB's (463a—e) verwiesen sein soll. Auch das Auftreten von eigentümlichen Strahlungsfiguren, welches die Brüder HERTWIG als die ersten gesehen haben bei Eiern, die mit verschiedenen giftig wirkenden Lösungen behandelt worden waren, gehört wohl hierher (416c; M. 1255).

Ich kann hinsichtlich der experimentellen Hervorbringung von Centriolen oder Centrosomen, wie sie insbesondere MORGAN beschreibt, meine Bedenken nicht unterdrücken und schließe mich dem an, was BOVERI (622f) und MEVES (673b) darüber gesagt haben. Ebenso bestehen noch Zweifel darüber, ob das, was CARNOY und MEAD als Centralkörper (Centrosomen oder Centriolen) angesprochen haben, solche sind; BOVERI (622f) hält, gestützt auf die neuesten hochinteressanten Versuche WILSON's (605b u. 607b), eine spontane Neubildung von Centrosomen im Zellprotoplasma, speciell auch im Ooplasma, für möglich. Der sehr berechtigten Kritik MEVES' unterliegen aber auch die Befunde WILSON's (607b).

Der Sphärenapparat gehört unzweifelhaft zu den wichtigsten Bestandteilen der Geschlechtszellen, wie der Zellen überhaupt. In erster Linie übt er eine bedeutungsvolle Funktion bei der mitotischen Zellteilung, indem er, wie wohl allseitig zugestanden wird, dabei als der kinetische Apparat wirksam ist. Für die Geschlechtszellen erscheint es von besonderem Interesse, daß die Reifeier durchweg ihr „Ovocentrum“, d. i. ihren „Sphärenapparat“, insbesondere aber das Centriol, verlieren, also ihren kinetischen Apparat einbüßen. Bei den Reifeteilungen (s. vorhin p. 223—225 und Fig. 55, Reifezone) finden sich zwar in manchen Fällen an den Richtungsspindeln noch Centriolen, in anderen fehlen sie auch hier. So nach SOBOTTA (465) beim Mäuseei. Am verbleibenden Eikern wurden Ovocentren bezw. Centriolen bis jetzt noch nicht gefunden; sie müssen also jedenfalls bei der zweiten Polzellenbildung zu Grunde gehen. Mit dem eindringenden Spermium erhalten, durch dessen Halsstück, die Reifeier ein neues Centriol, welches sich alsbald mit einer Sternstrahlung, Aster, umgiebt. Es ist in dieser Beziehung nicht unwichtig die Detailarbeit zu verfolgen, mit der das Spermatiden-Centriol bei der Spermiohistogenese zu einem feinkonstruierten Apparate der Spermie ausgearbeitet wird. Mag das auch in einer Beziehung der Spermienbewegung selbst zu gute kommen, gleichgiltig für den der Eizelle zu gebenden kinetischen Antrieb scheint es mir aber auch nicht zu sein. Ich habe es mir deshalb angelegen sein lassen, diese Dinge, insbesondere nach den ausgezeichneten Arbeiten von MEVES — s. Abschnitt Sperma — ausführlich zu besprechen. Betrachtet es doch BOVERI (622f) als die Aufgabe des Spermium bei der Befruchtung, der Eizelle das ihr verloren gegangene kinetische Centrum, ihr „Ovocentrum“, durch das „Spermocentrum“ wieder zu ersetzen und damit die für die Furchung notwendigen auslösenden Kräfte zu liefern. Doch hierfür habe ich auf das nächstfolgende Kapitel: „Befruchtung“ zu verweisen.

Was nun die Centriolenhüllen, die wir mit Meves als „Idiozom“ zusammenfassen, anlangt, so haben wir schon darauf hingewiesen, daß sie bei der Spermiogenese zur Bildung des Perforatorium und bei der Oogenese, indem sie die Dotterkerne herstellen, zur Bildung des Deutoplasma in Beziehung treten. Darüber s. noch w. u.

Nebenkörper. Wie bei den Spermien und bei der Spermiogenese, so treten auch bei den Eiern und speziell bei der Oogenese allerlei besondere Nebenkörper auf, die wir am besten an dieser Stelle beschreiben, da sie zumeist mit dem Sphärenapparate in Beziehung stehen:

Ausgetretene Kern- und Kernkörperchenteile. Zahlreich sind die Angaben, daß im Laufe der Oogenese Bestandteile der Kerne oder auch der Kernkörper sich entweder vom Kerne oder vom Nucleolus abschnüren, um in das Ooplasma bezw. in den Kernleib einzutreten, oder daß aus dem Kernleibe, sei es Chromatin oder Kernsaft oder endlich Nukleolarsubstanz in das Ooplasma auswandere oder ausgestoßen werde. Welche Kräfte dabei thätig sind, ob etwa chemotaktische, wie es neuerdings für die Sphärenbildung A. Giardina (382c) ausspricht, darüber ist kaum etwas Zuverlässiges bekannt. Die genaueste Darstellung solcher Vorgänge liefert van Bambeke (275) bei Scorpaena scrofa (Teleostei, Acanthopteri), woselbst sich weitere Litteratur (Roule, Fol, Weismann u. Ishikawa, Will, Scharff, Blochmann, Leydig und Balbiani) findet. Daß aus solchen ausgetretenen Kernbestandteilen gewisse Sphärenbestandteile werden sollen, haben wir erwähnt.

Stäbchenförmige Bildungen. Wir gedachten bereits spindeliger Formationen, welche O. Hertwig auffand (p. 246). Dieselben, bis jetzt nach unerklärten Dinge sah O. Schultze (547a) beim gleichen Objekte. Von van der Stricht (572) ist auch ein eigentümlicher spindeliger oder stäbchenförmiger Körper bei der Sphärenbildung erwähnt und abgebildet worden (s. Fig. 91). Schokaert (543a) sah bei Thysanozoon Brocchi das Centrosom (Centriol?) aus einem fadenförmigen Gebilde des Kernes hervorgehen.

Polarringe. Whitman (M. 1353) beschrieb unter dem Namen „polar rings“ bei Clepsine Ansammlungen von einer dotterkernähnlichen Substanz um die Eipole herum; vgl. darüber insbesondere K. Foot (369a).

Pseudochromosomen, Archoplasmaschleifen, Centralkapseln. Von F. Hermann sind bereits 1891 (Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XXXVII) unter dem Namen „Archoplasmaschleifen“ fadenförmige, sich intensiver färbende Bildungen bei den Spermatocyten von Proteus in der Idiozomsubstanz um das Centralkörperchen herum beschrieben worden; vergl. auch No. 116. Meves (166) und Metzner (Beiträge zur Granulalehre, Arch. f. Anat. u. Physiologie, Physiol. Abt., 1894) identifizierten hiermit ähnliche Fäden, die sie bei der Spermiogenese von Salamandra fanden. M. Heidenhain belegte mit dem Namen „Pseudochromosomen“ Bildungen von demselben Aussehen, welche er gleichfalls bei Samenzellen von Proteus fand. Da Hermann seine Archoplasmaschleifen auch mit den von Platner gefundenen Stäbchen des Nebenkerns der Pulmonaten identifiziert, von denen aber die Heidenhain-schen „Pseudochromosomen“ verschiedene Dinge sind, so war es nicht mit Sicherheit zu sagen, ob Hermann's Archoplasmaschleifen und die von M. Heidenhain gefundenen Fäden in der That dasselbe seien. Heidenhain bezweifelt es indessen nicht und stellt diese Bildungen mit den

Chondriomiten BENDA's in eine Reihe. Wir haben schon vorhin (p. 275) gesehen, daß dieselben merkwürdigen Bildungen auch bei den Oocyten des Menschen und verschiedener Wirbeltiere vorkommen, und daß sie mit der Dotterbildung in einer sehr bemerkenswerten Verbindung zu stehen scheinen. Bestätigt sich dies, so würde BENDA's Mitochondria noch an Bedeutung gewinnen.

Die von BALLOWITZ am Epithel der DESCEMET'schen Haut zum ersten Male beschriebenen korbgeflechtähnlichen oder sich wie eine durchlöcherte Kapsel, die in der Form an die Centralkapseln der Radiolarien erinnert, ausnehmenden Bildungen (Centrophormien BALLOWITZ) fand M. HEIDENHAIN auch um die Sphären der Samenzellen von Proteus gelagert. Sie bestehen ihm zufolge aus dichtgedrängten Mikrosomen, unter denen sich auch BENDA'sche Mitochondria verbirgt. Ich erwähne sie hier, obwohl bei Eizellen von diesen Bildungen noch nichts bekannt geworden ist, da kaum zu zweifeln sein dürfte, daß sie auch an den Sphären dieser oder jener Eizellen sich zeigen werden. Für alles Weitere verweise ich auf die Darstellungen von MEVES (172) und M. HEIDENHAIN (109).

Nebenkerne, Paranuclei. Ueber die „noyaux accessoires“ und „Pseudonuclei“ VAN DER STRICHT's ist schon p. 275 und 278 das Nötige gesagt worden. Als „Nebenkerne“ oder „chromatoide Körper“ wären wohl bis auf weiteres am besten die von GURWITSCH (393) Fig. 99 abgebildeten und kurz beschriebenen Körper zu benennen, über deren Bedeutung wir nichts Näheres wissen. Wie bereits angegeben, neige ich dazu, auch die von v. WINIWARTER beim Kaninchen als Dotterkerne angesprochenen Körper in diese Kategorie unbestimmter „Nebenkerne“ vorläufig einzustellen.

Wir können nunmehr auf die Beziehungen der Dotterkerne zum Sphärenapparate zurückkommen. Mit aller Entschiedenheit hat schon BALBIANI (ll. cc.) erklärt, daß diese Bildungen zusammengehören; der Dotterkern sei ein „hypertrophisches Centrosom“ (No. 274). Mit dem Centrosom bringen ihn auch JANOŠIK (433a) und JULIN (436) zusammen, ebenso HENNEGUY (405). VAN DER STRICHT (472) glaubt den centralen dunkleren Teil des Dotterkerns, in welchem sich ja auch centriolenähnliche Körperchen finden, Figg. 92 u. 94 — sie sind, wie erwähnt, in den Figuren VAN DER STRICHT's, die ich benutzen konnte, nur nicht so gut zum Ausdrucke gekommen — als Centrosom BOVERI's + der „zone médullaire“ VAN BENEDEN's ansprechen zu können. Die helle um den centralen Teil des Dotterkerns gelegene Zone entspreche der Rindenschicht der Sphäre, das Dotterkernlager (couche vitellogène) dem Gebiete der Sphärenstrahlung. Vielleicht ist es besser, diesen letzten Vergleich auszuschalten und, indem wir einzig das Centriol als Centralstück unterscheiden und alles darum Gelegene, sich noch besonders Heraushebende als „Idiozom“ fassen, zu sagen, der Dotterkern mit seiner couche vitellogène entspreche dem Idiozom, welches für den besonderen Zweck der Dotterbildung besonders ausgebildet sei. Dann kann es kleinere Dotterkerne geben oder größere, und die Deutung bleibt bestehen. Ebenso kann es Eier geben, deren Sphäre den gewöhnlichen Charakter bewahrt und sich nicht zu einem Dotterkern ausbildet. Gewiß bleibt es richtig, was VAN DER STRICHT hervorhebt, daß diese Deutungen so lange noch nicht feststehen, als es nicht gelungen ist, den Dotterkern von dem Sphärenapparat der

letzten Oogonienteilung abzuleiten, oder zu zeigen, daß er in den Sphärenapparat der ersten Polzellenteilung übergehe.

Es sei verstattet, noch einige Termini technici, die in so reicher Fülle bei der Litteratur des Sphärenapparates eingeführt sind und noch nicht erklärt wurden, hier aufzuführen: Centroplasma = Substanz der Centrosomen, Boveri = Substanz der Sphären, v. Erlanger. Verdichtungszone der Sphäre, Boveri = einer sich besonders dunkel färbenden, dichter gefügten Zone der Sphäre nahe dem Centrosom. Centrosphären = Centrosomen, Strasburger, Wilson. Sphäroplasma oder Kinoplasma, Strasburger = Archiplasma. Ovocentrum und Spermocentrum, Fol = dem Sphärenapparate der Eizelle, bezw. der Samenzelle, Cytocentrum = dem Sphärenapparate einer beliebigen Zelle. Ich möchte die Erklärung dieser drei Namen jetzt so zu fassen vorschlagen. Ich weiß sehr wohl, daß man die Sphären ursprünglich nicht mit darin einbegriffen hat, sondern nur die Centralkörperchen. Aber was verstand man seiner Zeit darunter? Waren dies die Centrosomen? Waren es die Centriolen? War es beides zusammen? Und die Radien der Sphäre gehören doch auch zu diesem Centrum. Oder aber man müßte den von M. Heidenhain vorgeschlagenen Namen „Mikrocentrum“ jetzt in diesem allgemeinen Sinne, d. h. also = Cytocentrum gebrauchen. M. Heidenhain selbst versteht darunter die einzeln oder in der Mehrzahl inmitten einer Astrophäre befindlichen Körnchen (Centriolen?), die zu einem als Centralkörper fungierenden Gebilde zusammentreten. (Vergl. Heidenhain, l. c. i. p. 463 u. Anm. 2 zu p. 489.)

Die Namen: Muttercentrosom, Tochtercentrosom, Doppelcentrosom, Schwestercentriolen erklären sich von selbst. Diplosoma (Zimmermann) = Doppelcentrosom, Tripelcentrosom sind gleichfalls selbstverständlich. Netrum, Boveri = einer Spindelfigur, welche aus der Substanz der Centrosomen hervorgeht. Centronuclei, Boveri = Kernen, welche in sich noch undifferenziert das Material zu einem Cytocentrum enthalten; es soll dies bei den Protozoen der Fall sein. Astrocentrum, Fol, Periblast, Vejdovsky = Cytocentrum oder auch Centrosom — diese Namen sind nicht in bestimmtem Sinne gebraucht.

Bezüglich der Geschichte der Sphärenapparate hat Boveri (653) alles Wichtige gegeben. Nur weil ich selbst früher in meinen viel citierten zusammenfassenden Berichten über Karyokinese, Befruchtung und Vererbung Boveri's Anteile an der Feststellung der wichtigen Thatsache der Centriolenteilung (Centrosomenteilung) und der Anerkennung dieser Bildungen als dauernder Zellorgane durch ein mir selbst unbegreifliches Uebersehen seiner betreffenden Veröffentlichung nicht gerecht geworden bin, benutze ich gern diese Gelegenheit, um ausdrücklich anzuerkennen, daß Boveri's (653) geschichtliche Darstellung den Sachverhalt völlig richtig wiedergiebt; Boveri's betreffende Mitteilung: „Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala“ wurde in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München am 3. Mai 1887 gemacht und gelangte im Separatabdrucke am 14. August 1887 im E. van Beneden's Hände; Letzterer hatte inzwischen am 7. August 1887 seine Ergebnisse der belgischen Akademie der Wissenschaften vorgelegt. Vergl. 288a.

Außer auf Boveri's Buch wolle man für eine geschichtliche Darstellung noch auf die Schriften von Henneguy (658a), v. Kostanecki

und SIEDLECKI (666b), WILSON (726a) und M. HEIDENHAIN („Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma“, Arch. f. mikroskopische Anatomie, Bd. XLIII, 1894) ferner M. HEIDENHAIN und TH. COHN: „Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos“, SCHWALBE's Morpholog. Arbeiten, Bd. VII, 1897, zurückgehen.

Von weiteren Schriften über Dotterkerne und Ovocentrum (abgesehen von den bereits citierten) seien angeführt: BURGER (M. 425), BARBERIO (280), CHILD (325), DANTU (628c), EISMOND (638a), FÜRST (642a). HERFORT (413), HUBBARD (431), HOLMGREN (622a), LONDON (669e), C. RABL (M. 449 u. 450), RONDINO (530), WEISMANN (M. 2024—2029), WATASÉ (M. 3155) und H. E. ZIEGLER (M. 460 u. 461).

d) Eihüllen (Involucra ovorum) und Befestigungsstücke. Mikropyle.

Unter „Eihüllen“ verstehen wir, ganz allgemein genommen, sämtliche häutige oder kapselartige oder schalenartige Gebilde, die im Laufe der Oogenese bis zum Eintritte der Embryoentwickelung bei Viviparen, bis zur Eiablage bei den Oviparen um die nackten, d. h. hüllenlosen Ureier auftreten.

Mit dieser Begriffsbestimmung scheiden wir diejenigen Hüllen, welche sich im Eileiter oder im Uterus bei den lebendiggebärenden Geschöpfen um das zum Embryo sich umgestaltende Ei bilden (Amnios, Chorion, Decidua u. s. f.), hier aus, obwohl, wie bereits bemerkt wurde, es nicht ungewöhnlich ist, auch einen in der Entwickelung nicht zu weit fortgeschrittenen Embryo samt diesen ihn einschließenden Hüllen noch als „Ei“ zu bezeichnen. Auch soll nicht verschwiegen sein, daß es nicht ganz folgerichtig ist, das Eiweiß, die Kalkschale und die Schalenhaut des Vogel- und Reptilieneies zu den „Eihüllen“ zu zählen, während man die Deciduae ausschließt, denn wie diese wird die Kalkschale des Vogeleies im Uterus der Vögel gebildet und umschließt samt der Schalenhaut den jungen Vogel, bis er zum Ausschlüpfen reif ist. Diese Hüllen sind also nicht nur Eihüllen, sondern auch Embryonalhüllen. Es hieße aber dem Sprachgebrauche zu sehr Gewalt anthun, wenn man anders verfahren wollte. Außerdem sind Eiweiß, Schalenhaut und Kalkschale Abscheidungen des Vogel- bezw. Reptilieneileiters und -uterus, während die Deciduae die gewucherte Uterinschleimhaut selbst darstellen und Chorion wie Amnios vom Embryo aus gebildet werden, also im strikten Wortsinne „Embryonalhüllen“ benannt werden müssen. Als allgemeine Ausdrücke für irgend eine der primären oder sekundären Eihüllen sind auch die Namen: Eihaut, Eikapsel (HIS) und Oolemma (BONNET) gebräuchlich.

Während sämtliche Wirbeltiereier mit mindestens einer Eihülle versehen werden, treffen wir bei den Wirbellosen auch dauernd nackt bleibende Eier an: Poriferen, manche Coelenterata — Hydrozoen, Siphonophoren und Anthozoen —, selbst einige Lamellibranchiaten, wie Dreissensia, wo (nach MEISENHEIMER, Entwickelungsgeschichte von Dreissensia polymorpha, Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. 69, p. 1, 1901) die Eier nackt ins Wasser abgelegt werden. BARROIS und GIARD (citiert bei KORSCHELT-HEIDER 666a), denen ich diese Angaben entlehne, geben an,

daß bei Mytilus und Lamellaria sich zuerst eine Hülle bilde, die später jedoch abgeworfen werde. Umgekehrt ist von FOL (M. 1242) bei Echinodermen (Asterias z. B.) die Bildung einer feinen Dotterhaut an den nur mit einer dünnen Gallerthülle versehenen Eiern unmittelbar nach dem Eindringen des befruchtenden Spermium beobachtet worden; ähnliches auch bei anderen Eiern (s. Kap. „Befruchtung"). Wahrscheinlich handelt es sich hierbei jedoch nur um die Abhebung einer schon vorher gebildeten membranähnlichen Grenzschicht des Ooplasma durch Bildung einer Flüssigkeit in dessen äußeren Lagen. Die Flüssigkeit wiederum entwickelt sich durch diffusen Verkehr zwischen eindringendem Wasser und dem Ooplasma.

Mit LUDWIG (467) und KORSCHELT-HEIDER (l. c.) sollen **primäre, sekundäre und tertiäre Eihüllen** unterschieden werden. Unter primären Eihüllen werden solche verstanden, die vom Ooplasma, also von der Eizelle selbst, gebildet werden; sekundäre sind diejenigen, welche vom Follikelepithel abstammen, also noch, ebenso wie die primären, im Eierstocke entstehen. Unter tertiären Eihüllen begreifen wir endlich diejenigen, welche sich erst in den ableitenden Wegen, Eileiter, Uterus, u. s. w. bilden.

Primäre Eihüllen. Die primären Eihüllen treten in zwei Formen auf, als dünne, strukturlose Häutchen = Dotterhaut (Membrana vitellina) und als meist stärkere, radiär gestreifte Häute, Zonae, Zonae radiatae, Zonae pellucidae. Die

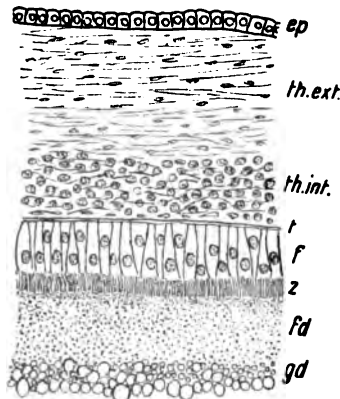


Fig. 103.



Fig. 104.

Fig. 103. Schnitt durch die Wandung eines 4 mm großen Hühnerfollikels und die anliegenden Teile des eingeschlossenen Eies. *ep.* Ovarialepithel. *th. ext.* Theca folliculi externa. *th. int.* Theca folliculi interna. *t.* Tunica propria folliculi. *f.* Follikelepithel. *z.* Zona radiata. *fd.* feinkörniger Dotter (weißer Dotter). *gd.* grobkörniger Dotter (gelber Dotter). Aus WALDEYER (591), Taf. III, Fig. 25. Hartnack Ok. 3, System 7.

Fig. 104. Schnitt durch die Wandung eines jungen Eifollikes von Hatteria punctata GRAY. Oben die bindegewebige Theca folliculi, darunter das Follikelepithel mit dunkelgeschwärzten Kernen, dann ein Zwischenraum (Erhärtungsprodukt), dann eine dünnere, tief geschwärzte Eihaut, darauf nach unten die starke, sehr zierlich radiär gestreifte Zona radiata, darauf wieder ein Zwischenraum (Erhärtungsprodukt), dann äußerste feine Granula-Schicht des Dotters in Gestalt einer Punktreihe, darauf hellere äußere Dotterlage, endlich die tiefe dunklere Dottermasse. Dr. KOPSCH fec. Eisenhämatoxylinfärbung. Frl. E. MAGEN del. Starke Vergrößerung.

Zonae können jedoch, namentlich beim Wachstume der Eier, sich erheblich verdünnen und dann gleichfalls als zarte, strukturlose Häutchen erscheinen, so bei den Reifeiern der Vögel, Reptilien und Amphibien. Beispiele dünner, einfacher Dotterhäute liefern Amphioxus und manche Wirbellose. Außerordentlich dünn ist auch die Eihaut des Reifeies von Salamandra maculosa LAUR. nach GRÖNROOS (388). Es ist aber noch unsicher, ob diese Haut eine Membrana vitellina oder eine stark verdünnte Zona radiata + Membrana vitellina ist.

Die Zonae radiatae, s. Figg. 103—105, stellen bei den meisten Wirbeltieren die charakteristische Eihülle dar. Bei Amphioxus fehlt dieselbe; bei den Cyclostomen zeigen sie die Myxinoiden, während mir bei den Petromyzonten eine radiär streifige Membran nicht sicher nachgewiesen erscheint. Vergl. die Angaben weiter unten im speciellen Teile, Abschnitt „Cyclostomen". Alle übrigen Wirbeltiere haben sie in guter Ausbildung. Bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln wird sie mit dem steigenden Wachstum des Eies stark verdünnt und läßt die radiäre Struktur kaum mehr erkennen, während sie bei den jungen Eiern sehr gut ausgebildet und als starke Hülle deutlich wahrnehmbar ist. Die Monotremen zeigen eigenartige Verhältnisse, über welche man den speziellen Teil — Eier der Mammalia — nachsehen wolle. Bei den übrigen Säugetieren und dem Menschen ist sie als Zona pellucida seit Entdeckung des Säugetiereies bekannt. Ihre Radiär-

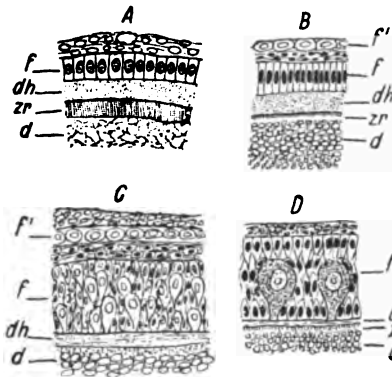


Fig. 105. A—C Schnitte durch Eifollikel von Scyllium canicula, D von Raja. A jüngstes Stadium, C ältestes Stadium, D ein Stadium wie B, *f.* Follikelepithel. Was die nach oben davon gelegenen Schichten bedeuten, ist nicht völlig klar; jedenfalls bilden sie die Follikelwand. *dh.* äußere Eihaut (Dotterhaut BALFOUR). *zr.* Zona radiata. *d.* Ooplasma. In C und D sind eigentümliche große Zellen im Follikelepithel aufgetreten, s. darüber Abschnitt: Oogenese. Nach F. M. BALFOUR (M. 1866).

streifung sah hier bereits 1854 REMAK (Ueber Eihüllen und Spermatozoen, J. MÜLLER's Arch. f. Anat. und Physiol. 1854). WALDEYER (591) gab 1870 den Namen „Zona radiata".

Selbst da, wo diese Hülle eine ansehnliche Dicke erreicht, wie bei Knochenfischen und Säugetieren, bleibt sie biegsam, faltbar und bis zu einem gewissen Grade quellungsfähig. Bei Knochenfischen, wo sie HIS als „Eikapsel" bezeichnet, erhält sie eine beträchtliche Stärke und Resistenz, nicht selten auch eine mehrfache Schichtung, s. w. u. Teleostei. In den Figuren 103—105 sind Zonae radiatae von Vögeln, Reptilien und Selachieren dargestellt, zugleich auch die bei diesen Ordnungen stets in derselben Weise vorkommende ungestreifte Dotterhaut; nur in Fig. 103 ist diese noch nicht zu sehen. Für die übrigen Vertebraten s. w. u. eine Anzahl Abbildungen.

Die Streifung der Zona muß auf feine Porenkanäle zurückgeführt werden; bei Teleostiern sind diese schon von Johannes Müller (Ueber zahlreiche Porenkanäle in der Eikapsel der Fische, Arch. f. Anat. 1854, p. 186) sicher nachgewiesen. Für die Säugetiere haben wir, abgesehen von älteren Andeutungen von Pflüger (517), jüngst von Flemming (M. 390), Retzius (M. 1902) und v. Ebner (350) sehr bestimmt lautende Angaben darüber, daß Fortsätze des Eiepithels (s. w. u.) durch die Porenkanälchen der Zona hindurch zur Rindenschicht des Ooplasma dringen. Auch Fig. 133 von Caldwell (von Phascolarctos cinereus) zeigt deutlich die Verbindungen. Ich füge hier an, daß Waldeyer 1871 in Stricker's Handbuch der Gewebelehre, p. 553, solche Fortsätze für Knochenfische, insbesondere für Perca beschrieben hat. Bezüglich eines gleichen Verhaltens bei Wirbellosen sei die umfassende Monographie Leydig's, Eierstock und Samentasche der Insekten, Nova Acta Acad. Caesar. Leopold, T. XXXIII, 1867 citiert. Ob die von Lindgren (M. 1988), v. Sehlen (M. 1587) und H. Virchow (M. 2021) beschriebenen, durch die Zona tretenden Zellen präformierte Zonakanälchen benutzten oder sich eigene Wege bahnten, ist kaum zu entscheiden. Daß die Spermien die Zonakanälchen zum Eintritte wählen sollten, ist sehr unwahrscheinlich, da die Spermienköpfe ungleich größere Ausmaße haben. Keinesfalls haben die Radiärkanälchen irgend etwas mit einer Mikropylenbildung zu thun.

Ich habe hier die Zona radiata als eine vom Ooplasma ausgehende Bildung aufgefaßt und damit Korschelt und Heider mich angeschlossen. Meine frühere Ansicht (591) gebe ich hiermit auf. Ich bin hauptsächlich durch Befunde am Tritonei nach Präparaten Benda's, dann an den Eiern von Hatteria und durch den Vergleich meiner Präparate mit den Abbildungen und Befunden F. M. Balfour's (M. 1866) zu dieser jetzigen Ansicht gekommen. Man sieht bei jüngeren Eiern von Triton, s. Fig. 69 u. 123, dicht unter dem Follikelepithel zunächst eine deutliche homogene Schicht, die wahrscheinlich eine Dotterhaut ist, doch weiß man über ihre Entstehung nichts Sicheres. Erst unter dieser Schicht sieht man die Zona radiata, die aus deutlich erkennbaren Stäbchen besteht, wie dies bereits Gegenbaur in seiner grundlegenden Arbeit (M. 1968) dargestellt hat. Ganz dasselbe fand Balfour bei Selachiern, s. Fig. 105. Man kann dies am ungezwungensten so deuten, daß die Zona radiata vom Eie aus gebildet wird. Eigenmann (M. 1585) konnte bei Fundulus (Teleostei, Cyprinodontidae) nachweisen, daß hier thatsächlich zuerst eine Eihülle gebildet wird, die mehr nach außen liegt, näher dem Follikelepithel als die später erscheinende, unter dieser ersten Eihülle gelegene Zona radiata, die also bei ihrer Bildung vom Follikelepithel getrennt ist. — Für die Selachier giebt Balfour (M. 1866) an, daß hier zuerst eine zarte Dotterhaut gebildet werde, ehe noch das Follikelepithel ausgebildet sei, daß diese zarte Haut somit eine echte Dotterhaut sein müsse. Diese Haut liegt aber stets zwischen Follikelepithel und Zona radiata; später wird sie auch stärker, s. Fig. 105.

Für die Säugetiere und den Menschen hat Retzius (l. c.), dem die Befunde Flemming's (l. c.) und v. Ebner's (l. c.) zur Seite stehen, zeigen können, daß sich zuerst von den zum Ooplasma tretenden Fortsätzen der Follikelepithelzellen ein feiner Faserfilz bildet, der dicht der Eioberfläche anliegt; dieser Faserfilz ist die erste

Anlage der Zona pellucida. Zwischen den Filzfäden tritt nun nach RETZIUS später eine homogene Substanz auf; beides zusammen, die Filzfäden und die homogene Substanz bilden die Zona. Ein Teil der ursprünglich von den Follikelepithelzellen zum Ooplasma hinüberziehenden Zellausläufer bleibt im protoplasmatischen Zustande innerhalb der sich bildenden Zonasubstanz erhalten. So erklärt sich das Bestehenbleiben von feinen Verbindungen zwischen Epithelzellen und Ooplasma. Woher nun die homogene Substanz kommt, ist fraglich. Sie kann sehr wohl vom Ooplasma stammen. Dann wäre die Zona radiata der Säugetiere ein Doppelprodukt, aus dem Follikelepithel und dem Ooplasma sich bildend.

Bemerkenswert ist das Verhalten der Zona pellucida gegen Eisenhämatoxylin. Wie schon v. EBNER (350) angiebt, schwärzt sie sich darin intensiv, und man sieht die Follikelepithelzellen mit deutlichen Fortsätzen versehen, die in eine Art syncytiale Masse, dicht auf der Zona gelegen, übergehen (s. Fig. 130). Bei Hatteria wird die außen auf der Zona liegende Eihaut geschwärzt (Fig. 104).

Sonach sind wir über die Herkunft und die Bildungsweise dieser so wichtigen Hülle noch keineswegs im Reinen, obwohl, wie mir scheint, der Ursprung aus dem Ooplasma der wahrscheinlichere ist. Wenn indessen R. HERTWIG indem von ihm verfaßten Teile dieses Kapitels — s. Anm. zu p. 293 — und mit ihm manche Andere die Zona radiata (pellucida) als ein „Chorion“ i. e. als ein Produkt des Follikelepithels auffassen, so ist diese Ansicht, wie die Sachen augenblicklich liegen, gleichfalls als berechtigt anzusehen. Es sei nochmals hervorgehoben, daß insbesondere bei den großen Eiern der Amphibien, Selachier, Reptilien und Vögel die beschriebenen Verhältnisse, also 2 Häute, von denen die äußere homogen, die innere radiär gestreift (kanalisiert) erscheint, nur an jungen, noch in Ausbildung begriffenen Eiern gut zu sehen sind. Später atrophieren beide Häute, und zwar zunächst die Zona radiata. Schließlich bleibt, soweit wir uns sicher aussprechen können, um das Ei (Gelbei) anscheinend nur eine einzige, meist sehr feine Eihaut — gewöhnlich „Dotterhaut“ genannt — zurück. Zuweilen, wie beim Vogelei, erscheint diese wie aus feinen verfilzten Fasern zusammengesetzt.

Die Radiärkanälchen der Zona verhalten sich bei den verschiedenen Eiern verschieden, indem sie bald mehr, bald weniger deutlich hervortreten; unter Umständen, namentlich bei den stark verdünnten Zonae (Vögel, Reptilien), dürften sie gänzlich schwinden. Ihre Bedeutung kann eine sehr wichtige sein; es soll nur an das Eindringen von Flüssigkeiten, wie es bei den Knochenfischen sicher besteht, s. w. u., und an die durch sie vermittelten Beziehungen zwischen Ooplasma und Follikelepithel erinnert werden.

Sekundäre Hüllen — Chorion. Wenn wir die Zona radiata zu den Dotterhäuten, d. h. zu den primären Eihüllen rechnen, dann ist, soweit mir bekannt, der sichere Nachweis von Hüllen, die vom Follikelepithel ausgehen, also von „sekundären Hüllen“, bei Wirbeltieren nicht gegeben. Für eine Follikelepithelhülle bedienen wir uns der Bezeichnung „Chorion“, welche bei Insekteneiern für Hüllen dieser Herkunft auch seit langem in Gebrauch ist. Bei Insekten kommt ein Chorion im vorstehenden Sinne in der größten Verbreitung vor, ferner bei Cephalopoden nach USSOW (Arch. de

Biol., T. II, 1881) und Vialleton (Ann. scienc. nat. Paris, 1888) und bei Chitonen (Käferschnecken) nach Garnault (Arch. de Zool. gén. et expérim., T. VI, 1888) und Plate (Zool. Jahrb., Suppl. 1897).

Bei allen diesen Chorionbildungen schwebt die Streitfrage, ob es sich um anfangs ungeformte, später erhärtende Ausscheidungen des Follikelepithels handle, oder, und zwar insbesondere für gewisse Bildungen, wie Stacheln, Fortsätze und Aehnliches, um direkte chitinöse Umwandlung von Follikelzellen. Korschelt und Heider, auf deren ansführliche Darstellung zu verweisen ist, sprechen sich für eine cuticulare Abscheidung seitens des Follikelepithels aus.

Tertiäre Eihüllen. Hierher gehören Gallerthüllen, Eiweißhüllen, Schalenhäute, Kalkschalen, Hornschalen, Cocons und Aehnliches, kurz alles, was in den die Eier ableitenden Wegen gebildet wird. Es soll hierfür, soweit es die Wirbeltiere angeht, auf die weiter unten folgende Darstellung der Eier der einzelnen Vertebratenklassen verwiesen werden. Was die Evertebraten anlangt, so würde es hier zu weit führen, besonders auf sie einzugehen; ich gebe für sie das öfters genannnte Werk Korschelt-Heider's an.

Eine der verbreitetsten Hüllen dieser Art ist eine mehr oder minder dicke, klare Gallerthülle, vielfach von großer Klebekraft, womit die Eier vieler im Wasser lebender Tiere, Ganoiden, Knochenfische, Amphibien und vieler Wirbelloser an allerlei Gegenstände, die sich im Wasser finden: Wasserpflanzen, abgebrochene Zweige, Steine u. s. f., angeklebt werden; sie halten sehr fest. Auch dienen die Gallerthüllen offenbar noch zum Schutze; vielleicht ermöglichen sie auch das Schwimmen mancher pelagischer Eier. Letzteres kommt vielfach auch dadurch zu Stande, daß sich, wie schon erwähnt, zwischen Ooplasma und Dotterhaut, sowie die Eier ins Wasser gelangen, eine Flüssigkeitsschicht bildet; hierdurch wird das Ei einmal vergrößert und es wird eine specifisch leichtere Schicht, als das Ooplasma und das umgebende Wasser es ist, geschaffen, denn die sich bildende Flüssigkeit ist nicht reines Wasser. Siehe darüber noch den Abschnitt „Teleostier-Eier“.

Wenn mehrere Eier zusammen in einer kapselartigen Bildung eingeschlossen werden, so nennt man das, wie schon Eingangs dieses Kapitels angegeben (p. 228) einen Cocon. Solche kommen vor bei Haifischen (gelegentlich), dann bei Lumbriciden, Hirudineen u. a. Bei vielen Plattwürmern wird in eine Coconkapsel eine Eizelle mit einer Anzahl Dotterzellen, die anfangs, solange das Ei noch unentwickelt bleibt, ihre Selbständigkeit bewahren, eingeschlossen. Es giebt aber auch Fälle, z. B. bei Polykladen, wo 2 und mehrere Eizellen inmitten einer Anzahl Dotterzellen in einem Cocon liegen. Vielfach nennt man die Cocons dieser Art auch noch schlechtweg „Eier“; dann wären dies „zusammengesetzte Eier“. Besser ist es aber, den Ausdruck „Cocon“ zu verwenden.

Auch zur Herstellung eines Laiches werden nur die tertiären Eihüllen, wie bereits bemerkt, verwendet. Siehe p. 228.

Zur Erzeugung der tertiären Hüllen, namentlich der Coconbildungen, der festeren Schalen, aber auch der Gallertmassen und der Eiweißhüllen, dienen gewöhnlich besondere Drüsen, die mit den ableitenden Wegen, indessen auch mit der Haut (Lumbriciden) verbunden sind: Schalendrüsen, Eiweißdrüsen u. s. w.

An die Eihüllen schließen sich noch zweierlei Bildungen an: die Befestigungsapparate und die Mikropylen.

Befestigungsapparate. Als einfachstes Befestigungsmittel, aber auch als das verbreitetste, dienen die als solche bereits erwähnten klebrigen Gallertmassen; weiterhin bilden sich sowohl bei Chorionhüllen, als vornehmlich bei den tertiären Hüllen besondere Befestigungsapparate in Gestalt von Haken, Fäden, Schnüren, Stacheln und anders geformten Fortsätzen aus. Die wichtigsten derselben werden weiter unten im speciellen Teile ihre Erledigung finden.

Mikropylen. Unter Mikropylen versteht man besondere Kanäle der Eihäute, die dazu bestimmt sind, bei Eiern mit dicken Häuten den Spermien den Zutritt zum Ooplasma zu ermöglichen. Sie kommen vor in den Zonae und in den Chorionhüllen, denn die tertiären Hüllen werden erst dann angelegt, wenn die Befruchtung erfolgt ist. Mikropylen finden sich unter den Vertebraten bei den Cyclostomen, den Ganoiden und Teleostiern, unter den Wirbellosen insbesondere bei den Insekten und Holothurien. Ich verweise für eine nähere Beschreibung der Wirbellosen-Mikropylen auf Korschelt-Heider, der Vertebraten-Mikropylen auf die folgende Spezialdarstellung.

Eine eigenartige Vorrichtung zur Begünstigung des Eintrittes der Spermien bildet die „Flocke" der Petromyzonten, wovon gleichfalls w. u. die Rede sein wird.

2. Die Eier der einzelnen Wirbeltierklassen und -Ordnungen.

Im folgenden soll eine Beschreibung der Eier der einzelnen Wirbeltierklassen und, wenn erforderlich, auch der -Ordnungen, nach Form und Bau gegeben werden, wie dies für die Spermien, s. p. 118 ff. geschehen ist. Da die Ureier bereits eine eingehende Darstellung erfahren haben (p. 233 ff.) und die Oogonien und Oocyten im Abschnitte „Oogenese" abzuhandeln sind, so haben wir jetzt vor allem die ausgebildeten Eier, die Reifeier, seien sie nun befruchtet oder nicht, zu betrachten. Insbesondere wird hier Rücksicht auf die Eihüllen und deren Nebenapparate genommen werden, die vorhin nur in kurzer mehr klassifizierender Uebersicht zur Sprache gekommen sind [1]).

I. Acrania. Die Amphioxus-Weibchen laichen immer mit den Männchen zusammen — vergl. das darüber p. 118 Bemerkte. So treffen sich die Eier, welche in wiederholten Ejakulationen aus dem Abdominalporus entleert werden, im Meerwasser sofort mit dem Sperma, und die Befruchtung erfolgt unmittelbar. Der Laich erscheint beim Ausstoßen als weißliche Flüssigkeit, ähnlich wie das Sperma (die Milch); doch erkennt man alsbald die einzelnen Eier schon mit bloßem Auge als sandkorngroße, rundliche Körperchen.

1) Die Beschreibung von den Cyclostomen an bis zu den Säugetieren einschließlich rührt von R. Hertwig her. Sie wurde aus dem von ihm bearbeiteten Kapitel „Befruchtung" hierher übernommen. Nur wenige Zusätze und einige Abbildungen sind von mir gegeben worden. Die von R. Hertwig herrührenden Teile sind mit (R. H.), die mir zufallenden mit (W.) bezeichnet. Waldeyer.

Das eben ausgestoßene, noch nicht befruchtete Amphioxus-Ei, s. Fig. 106, ist kugelig und zeigt an einem seiner Pole vielfach ein Richtungskörperchen (s. darüber Kapitel „Befruchtung"), umgeben von einer geringen Menge feingranulierten Protoplasmas, welches fast frei von Dotterkörperchen erscheint. Das erste Richtungskörperchen bildet sich aus dem Keimbläschen noch in den Gonaden (Ovarialkammern), und zwar unmittelbar vor der Entleerung der Eier. Ein Sphärenapparat ist an den ersten Richtungsspindelpolen nicht nachzuweisen; weder Strahlung noch Centriolen sind zu sehen. Eine feine Strahlung findet sich dagegen an den Polen der zweiten Richtungsspindeln; aber ein Centriol war auch hier nicht zu erkennen.

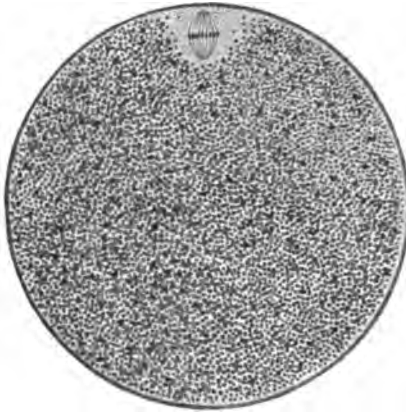


Fig. 106. Eben entleertes Ei von Amphioxus lanceolatus nach Sobotta (561, Anat. Anz., Fig. 1). Zu äußerst die (dunkel gezeichnete) äußere Dotterhaut; dieselbe ist noch nicht abgehoben. Darauf folgt eine dünne Rindenzone dotterfreien Ooplasmas. Die Hauptmasse des letzteren ist gleichmäßig mit Deutoplasmakügelchen durchsetzt. Oben eine vertikal gestellte Richtungsspindel mit den äquatorial angeordneten Chromosomen inmitten des fast dotterfreien Keimes. Vergr. 500.

Das Ei ist von einer strukturlosen, dünnen (0,5 μ) Membran umgeben und zeigt darunter eine schmale, dotterarme Zone. Die Hauptmasse des Ooplasma aber ist sehr reich an kleinen Dotterkörpern von kugeliger Form und durchschnittlich 1 μ Größe (Dotterkügelchen), welche sich in OsO_4 nur bräunen und nach der Osmiumbehandlung sich noch in gewissen Farbstoffen, wie unter anderen in Hämatoxylin, lebhaft färben.

Es verdient, nach Sobotta (561), dem ich diese Beschreibung fast wörtlich entlehne, hervorgehoben zu werden, daß das Amphioxus-Ei nach seinem Gehalt an Deutoplasma, abgesehen von seiner Kleinheit, sich zu den Eiern der Cyclostomen und Amphibien stellt und nicht an die dotterärmeren, protoplasmareichen Eier der Säugetiere und des Menschen sich anschließt. Nur muß betont werden, daß die Verteilung des Dotters eine sehr gleichmäßige ist, und es ist darauf wohl die (nach Sobotta) gleiche Größe der beiden ersten Furchungssegmente zurückzuführen. Später wird die Furchung adäqual — s. p. 257.

Ueber die Hüllen des Amphioxus-Eies besteht bei den beiden Autoren, die ihrer hauptsächlich gedenken, Sobotta (561) und Van der Stricht (571), keine Uebereinstimmung. Wie bemerkt, nimmt Sobotta um das frisch gelegte Ei eine zarte Hülle (Membran) an, die sich im Wasser sofort abheben soll und sich bereits an den Ovarialeiern findet; das sah auch Van der Stricht.

Bei Sobotta ist, so scheint mir, keine volle Sicherheit vorhanden, wenn er (p. 25) sagt: „Das ganze Ovarialei ist umgeben von einer

deutlichen Membran", und später (p. 36): „Ob das Ei eine eigene Zellmembran besitzt, wird schwer zu entscheiden sein, jedenfalls besteht eine membranartige äußere Schicht der Eisubstanz, die aber schwerlich eine isolierbare Hülle darstellt. Das gilt noch mehr für das Ovarialei."

Wenn nun die Eier in das Wasser entleert sind, so bildet sich nach SOBOTTA binnen kurzem, namentlich um die besamten Eier, im Wasser eine zweite stärkere Membran, „Hauptmembran" SOBOTTA, aus der erstarrenden deutoplasmaarmen Rindenschicht des Eies. Sonach besitzt das besamte Ei zwei Hüllen, eine äußere schwächere, die schon im Ovarium angelegt ist und eine innere stärkere; beide heben sich nach längerem Verweilen des Eies im Wasser von dem zum Embryo sich entwickelnden Ooplasma mehr oder minder ab.

VAN DER STRICHT beschreibt an den entleerten Eiern nur eine Hülle, dieselbe, nach seiner Ansicht, die schon an den Ovarialeiern sichtbar ist. SOBOTTA möchte dagegen die Meinung vertreten, daß die von VAN DER STRICHT abgebildete Hülle seiner (SOBOTTA's) inneren Membran, der Hauptmembran, entspreche.

II. Cyclostomata. a) Petromyzonten. (**R. H.**) Die Eier der Petromyzonten zeichnen sich durch einen mittleren Grad von Dotterreichtum und demgemäß auch durch mäßige Größe aus. Letztere wurde von MAX SCHULTZE (M. 1559) für Petromyzon Planeri auf $^1/_2$ Linie (= 2 mm) bestimmt. CALBERLA und spätere Untersucher fanden, daß die Hauptachse länger ist als die übrigen, das gesamte Ei die Form eines Rotationsellipsoids hat. Nach CALBERLA (M. 1238) mißt der Längsdurchmesser 1,0—1,2, der Querdurchmesser 0,9—1,0 mm, während nach v. KUPFFER (M. 1252) und BÖHM (M. 1233) die betreffenden Maße 0,95—1,0 und 0,85—0,9 mm betragen. Aehnlich scheinen die Größenverhältnisse bei P. fluviatilis zu sein (SHIPLEY) (M. 1563), während über P. marinus keine Angaben vorliegen. Die mattgelbliche Farbe der Eier rührt von den Dotterplättchen her, während Pigment fehlt. Damit hängt es zusammen, daß der dotterärmere animale Pol lichter aussieht als der vegetative.

Schon innerhalb des Ovariums ist das Ei der Neunaugen von einem Chorion umgeben, welches in zwei Schichten differenziert ist, eine äußere, die weicher ist und wie die Zapfenschicht bei Teleostiern und Ganoiden, (s. w. u.) im Wasser zu einer gallertigen, klebrigen, allmählich sich abstreifenden Masse anquillt, und eine innere härtere. Die innere Schicht ist Sitz einer feinen radialen Streifung, die nach CALBERLA auch in die Außenschicht verfolgbar sein soll und wahrscheinlich der Ausdruck feinster Porenkanäle ist. — (**W.**) Bei BÖHM, HERFORT und (s. w. u.) bei LUBOSCH werden indessen Streifen oder Porenkanäle nicht erwähnt. — (**R. H.**) Am einen Pol des Eies, der innerhalb des Ovars etwas birnförmig ausgezogen ist — Fig. 107 oben — und jetzt schon der animale Pol mit Rücksicht auf sein späteres Schicksal genannt werden kann, ist das Chorion im Bereich einer scharf umschriebenen Partie modifiziert, die innere Schicht ist verdickt und uhrglasartig stärker gewölbt, die Stelle der äußeren Schicht ist von der „Flocke" (A. MÜLLER) eingenommen, einer wasserklaren, daher von den meisten Forschern übersehenen dicken Lage, welche wohl nur eine Modifikation der äußeren

Chorionschicht ist. — (W.) Herfort (413) beschreibt nach außen von der doppelschichtigen Eihaut noch einen in Wasser quellenden besonderen Schleimüberzug, und läßt die Flocke der äußeren Eihaut aufsitzen; sie solle aus mehreren Läppchen bestehen. Vergl. Figg. 107 u. 108. — (R. H.) Strittig sind bezüglich der Beschaffenheit der Eihüllen zwei weitere Punkte. Nur M. Schultze beschreibt nach innen vom Chorion eine dünne, erst bei der Befruchtung deutlicher werdende Dotterhaut, Calberla eine von M. Schultze u. A. vergebens gesuchte Mikropyle. Letztere soll die höchste Stelle

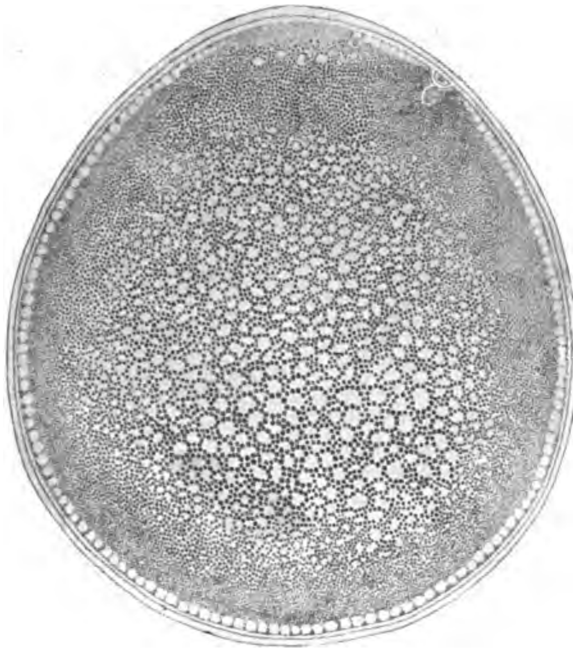


Fig. 107. Reifei von Petromyzon fluviatilis nach Herfort (413), Taf. IV, Fig. 1. Oben der birnförmig verjüngte animale Pol mit dem Keime. Doppelte Eihaut, am Pole etwas verdickt und uhrglasförmig gehoben. Peripherisch das vakuolisierte Ooplasma, vergl. ferner die Erklärung zu Fig. 74, p. 253. (Reichert, Obj. 4. Ok. 3.)

des uhrglasartig differenzierten Abschnittes der inneren Chorionschicht in Form eines trichterförmigen Kanals durchbohren. Böhm und Herfort haben die Mikropyle auf Schnittpräparaten vergebens gesucht

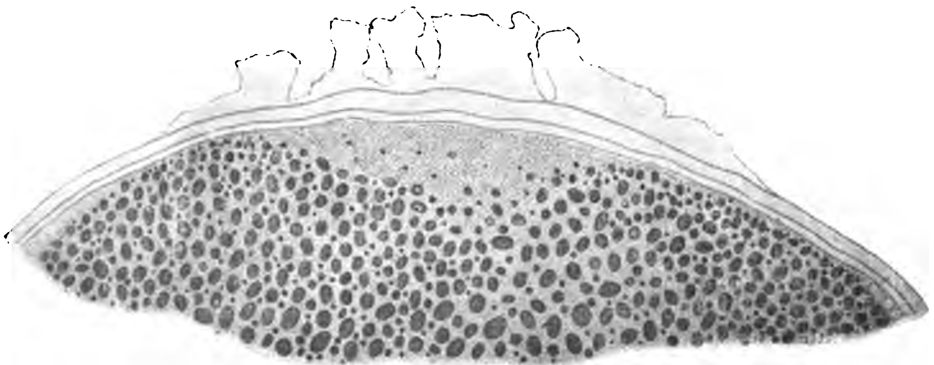


Fig. 108. Keimpol eines Reifeies von Petromyzon fluviatilis nach Herfort (413), Taf. IV, Fig. 2. Doppelschichtige Eihaut, am Pole verdickt. Darauf sitzt die lappige Flocke. Reichert, Obj. 8, Ok. 3. Vergl. ferner die Erklärung zu Fig. 75.

und stellen daher ihre Existenz auf das bestimmteste in Abrede. Auch Kupffer und Benecke, welche frisches Material untersuchten, haben das von Calberla gegebene Bild nicht bestätigen können. Nach ihren Angaben soll jedoch eine mikropylenartige Stelle in dem inneren Chorion ausgespart sein; sie sei aber nicht an eine bestimmte Stelle des uhrglasförmigen Aufsatzes lokalisiert und durch die gallertige Außenschicht so ausgefüllt, daß man sie nicht direkt beobachten könne. Erst durch das eindringende Spermatozoon werde der Kanal wegsam und nun auch sichtbar gemacht. — (W.) Durch die Freundlichkeit von Dr. Lubosch, Assistenten an der anatomischen Anstalt in Jena, bin ich in den Stand gesetzt, noch einiges über die jüngeren Eistadien bei Petromyzon fluviatilis mitteilen zu können.

Die der nachfolgenden Beschreibung zu Grunde liegenden Präparate stammen von einem Weibchen, das Ende November in Memel gefangen worden war und 14 Tage in Gefangenschaft gelebt hatte. Bis zur Laichzeit fehlten noch 5 Monate.

Die in einem Ovarium befindlichen Eier stehen sämtlich auf derselben Entwickelungsstufe. Sie sind länglich-oval und zwischen 625 und 750 μ lang; ihre Farbe ist weißlich-gelb. Sie liegen im Ovarium regellos; eine Orientierung des Keimbläschens nach einer Richtung (etwa nach dorsal) ist nicht zu beobachten. Die Eier sind außen von einer Follikelepithellage umhüllt, die meist dem Ei dicht anliegt. Nach innen von ihr ist es von einer starken Eihaut umgeben. Bei schwacher Vergrößerung erscheint diese Hülle als doppelt konturierte, stark glänzende Membran. Bei stärkerer Vergrößerung erweist sie sich als zusammengesetzt aus einer äußeren homogenen Zone und einer stark lichtbrechenden schmalen inneren Zone. Beide zusammen sind bis zu 6 μ dick, die innere allein 1,5 μ. Dieser sehr resistenten Kapsel ist offenbar der häufige Mißerfolg bei der Fixation zuzuschreiben. Sublimatgemische, Flemming'sche Flüssigkeit, Pikrinschwefelsäure reißen das Ei innen entzwei, d. h. die Reagentien sind noch nicht eingedrungen, während das Objekt außen schon fixiert ist. Zur Erhaltung der Formen ist heiße (85°) $^1/_3 - ^1/_2$-proz. Chromsäure unerläßlich.

Das Keimbläschen liegt in diesem Entwickelungsstadium der Eier bereits unter dem spitzen Pol des Eies.

Das Cytoplasma ist zum allergrößten Teil durch Dotter überdeckt. Auffällig ist folgende Struktur: Bei schwacher Vergrößerung ist das Protoplasma über dem Keimbläschen feingekörnt und fast frei von Dotter. Bei stärkerem System sieht man, daß hier eine Cytoplasmaschicht liegt, die dem Keimbläschen zunächst fast kompakt ist, sich dann aber nach dem Pol zu strahlenförmig ausbreitet und dabei zunächst engere, dann gröbere Maschen bildet. Schließlich umzieht ein feinerer Saum von Plasma das Ei dicht nach innen von der Hülle. In jenen Maschen liegen nur feine Dotterkörner. Trifft man das Keimbläschen nicht in der Längsachse des Eies, sondern quer, und zwar durch seinen obersten Teil, so erscheint es von solchem Plasmastrahlennetz rings umgeben.

Auffällig ist die konstant beobachtete Anordnung der Dotterelemente. Diese sind an der Peripherie des Eies am feinsten und werden am größten gegen die Mitte des Eies. Am Rande sind kleine runde Fleckchen des Cytoplasmas ausgespart, wodurch der Anschein einer Vakuolisierung der peripherischen Schicht entsteht. Diese Vakuolen sind außen am kleinsten und nehmen nach innen an Größe zu.

b) Myxinoiden. (R. H.) Die Eier der Myxinoiden unterscheiden sich von den Eiern der Petromyzonten in einem Grade, der zu der nahen Verwandtschaft beider Gruppen in gar keinem Verhältnis steht; sie sind von ganz außerordentlicher Größe, demgemäß dotterreich und mesoblastisch. Die Eizelle ist langgestreckt, auf einer der Längsseiten geradlinig begrenzt oder sogar schwach konkav eingezogen, auf der gegenüberliegenden Seite konvex gekrümmt; an dem einen Ende, welches dem animalen Pol entspricht, ist sie etwas dicker als am anderen. Der Längsdurchmesser schwankt bei Bdellostoma Stouti (Bashford Dean) nach zahlreichen Messungen zwischen 14—29 mm, der Querdurchmesser zwischen 7—10,5 mm. Die Eier von Myxine glutinosa sind ungefähr von gleicher Größe.

Ueber den Bau des Eies sind wir am besten für Bdellostoma Stouti orientiert (Bashford Dean, Doflein). Die bräunlich gefärbte Eischale dieser Tiere ist unzweifelhaft ein Produkt des Follikelepithels und daher als Chorion zu bezeichnen; sie besteht wie bei vielen Teleostiern und Ganoiden aus zwei Lagen. Die äußere entspricht

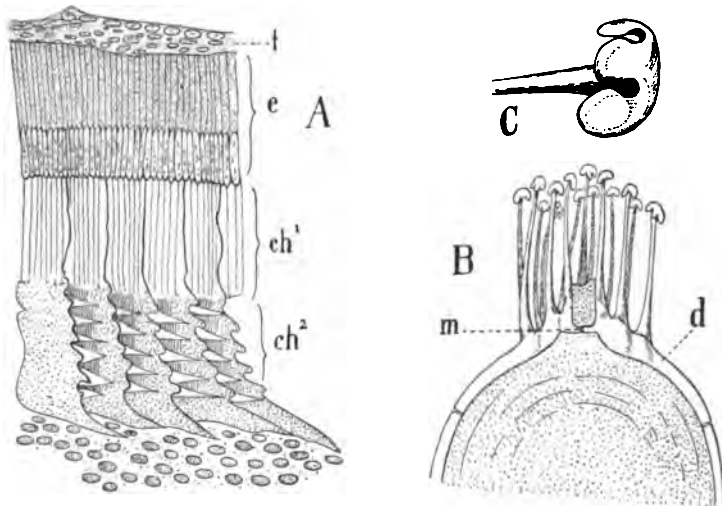


Fig. 109. Eischale von Bdellostoma (Doflein und Bahsford Dean). A Längsschnitt. *f* Follikel. *e* Follikelepithel. *ch*¹ Prismenschicht. *ch*² der Zona radiata entsprechende Schicht des Chorion. B Längsschnitt durch das Mikropylende. *m* Mikropyle. *d* Deckel. C Einer der die Mikropyle umstehenden Haken bei stärkerer Vergrößerung.

der Zapfenschicht der genannten Fische; sie zeigt auf Querschnitten eine radiale Streifung, auf Flächenschnitten und bei der Betrachtung von der Oberfläche ein äußerst zierliches Mosaik; sie besteht daher aus dicht gefügten prismatischen Stäbchen, welche an die kernhaltigen Enden der äußerst feinen und langausgezogenen Follikelzellen in der Weise anstoßen, daß jedes Stäbchen einer Zelle entspricht. Aus dieser Uebereinstimmung kann man schließen, daß die Stäbchen Ausscheidungsprodukte der Zellen sind. An ihrem dem Ei zugewandten Ende gehen die Stäbchen in die innere Schicht über, welche ihrer Lage nach der

Zona radiata der Teleostier entspricht, wenn sie sich auch in ihrer Struktur ganz erheblich unterscheidet. Auf Schnitten, die senkrecht zur Längsachse des Eies geführt werden, gewahrt man eine undeutliche Schichtung parallel der Oberfläche, als wäre die betreffende Lage aus 8—10 feinen Häuten zusammengesetzt. Die innerste Lage dieser geschichteten Hülle ist besonders stark lichtbrechend und von homogenem Aussehen, so daß sie von B. DEAN als eine dritte besondere Lage aufgefaßt wird.

Eine merkwürdige Struktur der inneren Schalenschicht wird auf Schnitten bemerkbar, welche parallel zur Oberfläche oder senkrecht zu ihr in der Richtung der Längsachse des Eies geführt werden. Auf Längsschnitten sieht die Eischale aus, als wäre sie in regelmäßigen Abständen in einzelne Stücke zerklüftet. Man könnte versucht sein, dieses Bild durch die Annahme zu deuten, daß die Schale aus einzelnen aufeinander folgenden Ringen sich zusammensetze. So regelmäßig ist jedoch die Anordnung nicht. Denn wie die Tangentialschnitte lehren, sind immer nur kurze Stücke, Teile von Ringen, gegeben, die dann in benachbarte Stücke übergehen, so daß ein cirkulär um das Ei gelegtes Maschenwerk entsteht. Auch hängen zwei hintereinander folgende Ringabschnitte durch zahlreiche Querbrücken untereinander zusammen.

Die Eischalen der Myxinoiden sind gedeckelt, d. h. durch eine scharf eingeschnittene cirkuläre Unterbrechung in geringer Entfernung vom animalen Pol ist ein kleiner Teil der Schale als Deckel von dem Rest der Schale abgegrenzt. Vielleicht ist die Sonderung so zu erklären, daß cirkulär angeordnete Spalten sich zu einem einheitlichen Spalt vereinigt haben, welcher den Deckel vom Schalenrest sondert.

Inmitten des Deckels findet sich die Mikropyle, sie ist ein in seinem Verlauf etwas ausgeweiteter Kanal, welcher am Grunde einer becherförmigen Einsenkung der Schalendecke liegt. Umstellt wird die Mikropyle von einem Schopf von Haken (s. Fig. 109), deren Zahl gewöhnlich zwischen 35 und 45 beträgt, selten mehr (bis zu 60), selten weniger (20). Die Haken sind fadenförmige Auswüchse der inneren Schalenschicht und stehen in mehreren konzentrischen Kreisen um die Mikropyle herum. An ihrem peripheren Ende laufen sie in 2—4 blattartige Fortsätze aus, welche wie die Ausläufer eines Ankers nach rückwärts gekrümmt sind. Ein gleicher Schopf von Haken findet sich am entgegengesetzten Ende des Eies. Indem 2 aufeinander folgende Eier mit den Haken ungleichnamiger Enden aneinander verankert sind, entstehen lange, ab und zu verästelte Ketten von Eiern.

Dicht unter der Mikropyle liegt eine dotterarme Partie des Eies wie eine Art Keimscheibe. In ihr ist beim unreifen Ei das Keimbläschen eingeschlossen, in welchem lange Zeit über ein einziger ansehnlicher Nucleolus enthalten ist; später findet man hier den Eikern.

III. Selachii. (W.) Die abgelegten Eier der Selachier gehören mit denen der Reptilien und Vögel zu den großen, dotterreichen, meroblastischen Typen. Ihre Form ist aber vielfach von der rundlichen oder ovalen, für die Reptilien- oder Vogeleier charakteristischen abweichend. Die große, dotterreiche, dem Gelbei der Vögel entsprechende orange oder gelb gefärbte Eizelle schimmert, von dem hellen Eiweiß umgeben, durch die äußere hornige Schale hindurch, ist kugelförmig, oder abgeplattet rundlich, oder ellipsoidisch und zeigt deutlich einen

meist noch intensiver gefärbten Keim (Keimscheibe, Blastodiscus), welcher in Furchung begriffen ist, da die Befruchtung, wie bei allen den mit Schale versehenen Wirbeltiereiern, schon stattfindet, ehe das Eiweiß und die Schale sich gebildet haben, zur Zeit, wann das Gelbei, d. i. die reife Eizelle, sich eben von dem Eierstocke losgelöst hat und sich im Anfange der Tube befindet. Das Furchungsstadium, in welchem man den Keim unmittelbar nach der Ablage des Eies antrifft, ist das der Morula (Kopsch, 453). Das Gelbei ist im frischen Zustande äußerst weich und zerfließlich, demgemäß, wenn es freipräpariert ist, da auch Dotterhaut und Chorion (?) rudimentär sind, nicht formbeständig.

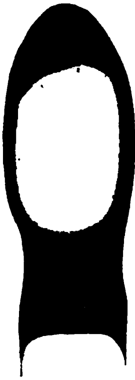


Fig. 110. Abgelegtes Ei von Pristiurus melanostomus. Der vordere Pol (Keimscheibenpol) nach oben gerichtet. Am hinteren abgeplatteten Pole zwei in kurze Fäden ausgezogene Ecken. Hornschale dunkelbraun, Eiweiß hell; darin, nur zum Teil sichtbar, vorn das Gelbei. Nach Rückert, Fig. 1, Taf. LII (534).

Wie beim Vogelei, schwimmt es in seinem Eiweiß mit dem Keimscheibenpole nach oben gewendet, zeigt indessen (Kopsch, l. c.) in Bezug auf die Hauptachsen des ganzen Eies keine konstante Lagerung. Das Keimbläschen des reifen Ovarialeies rückt dicht unter die Dotterhaut (s. Fig. 80) und kann eben noch mit freiem Auge (bei Torpedo ocellata) als dunkler Fleck in dem gelblichen Keime erkannt werden (Rückert, 534).

Die Form der abgelegten Eier wird wesentlich durch die Hornschale bedingt und ist meist länglich-viereckig, an den Ecken sehr häufig in lange spiralig gewundene Fäden ausgezogen. Mit diesen Fäden werden die Eier an allerlei festen Gegenständen, wie sie sich im Meerwasser an den Aufenthaltsorten der Tiere finden, Felsvorsprüngen, Steinen, Wasserpflanzen, Zweigen u. s. f. gleichsam angebunden oder aufgehängt. Finden die Tiere — einige, z. B. Scyllium, laichen auch in den Aquarien — solche Gegenstände nicht, so lassen sie auch die Eier auf den Boden fallen. Für die Weiterentwickelung der Eier ist es aber günstig, wenn sie derart aufgehängt sind. Es scheint auch, daß dabei eine bestimmte Stellung des Eies bevorzugt wird, indem man die Scyllium-Eier nach Kossel (s. bei Kopsch, l. c.), wenn sie unter den gewöhnlichen Bedingungen im Freien abgelegt werden, immer mit dem stumpfen Ende, an welchem sich das Gelbei befindet, nach unten gerichtet antrifft.

Fig. 111 zeigt nach einer von Kopsch gefertigten Zeichnung das Scyllium-Ei in dieser Stellung. Das dunkle, durchschimmernde Gelbei liegt nach unten am stumpfen Pole, wo sich auch die kürzeren Schnüre befinden, mit denen das Ei an dem dickeren Zweige befestigt ist. Die beiden längeren und dünneren Fäden am schmalen Eiende sind so stark um zwei dünnere Nebenzweige herumgeschlungen, daß diese sich überkreuzt haben.

Gewöhnlich legen die Scylliumweibchen 2 Eier bald nacheinander; dann tritt eine längere Pause ein; man kann annehmen, daß etwa alle 10 Tage 2 Eier abgelegt werden. Der stumpfere Eipol erscheint beim Legen zuerst; die längeren Schnüre bleiben noch einige Zeit im Körper des Tieres, welches somit im Schwimmen das Ei nach sich zieht. Bleiben

die kurzen freien Schnüre nun irgendwo hangen, so wird dadurch das Ei vollends herausgezogen. Oefters werden auch mehrere Eier an demselben Gegenstande befestigt (Kopsch, l. c.).

Die Selachier sind zum Teil vivipar (Carchariidae, Mustelidae — unter diesen der sogenannte „glatte Hai des Aristoteles", Mustelus laevis, bei dem sich selbst eine Art Placentarbildung

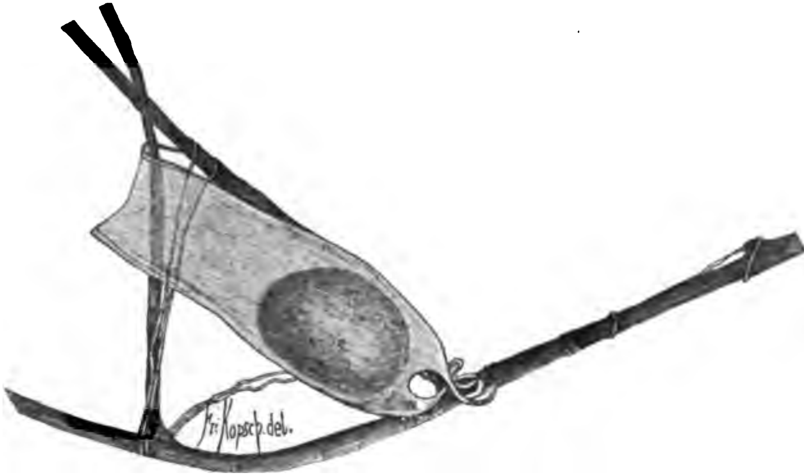


Fig. 111. Ei von Scyllium canicula, in gewöhnlicher Lage an einem Olivenzweige befestigt. (Nach Fr. Kopsch, No. 453.)

zeigt — Lamna, Acanthias, ein Teil der Rochen [Myliobatidae u. a.]), zum Teil ovipar (Scylliidae, Notidanidae, Scymnus, Cestracion. Bei Cestracion sind die Eier kegelförmig mit zwei Spiralleisten. Auch der größere Teil der Rochen ist ovipar.

Daß man die Hornschale mit Recht so nennen darf, zeigt der Befund von Keratin in derselben (S. 230). — Ueber das Verhalten der sonstigen Eihüllen sei einmal auf die Angaben im allgemeinen Teile und die dort wiedergegebenen Figuren Balfour's zurückverwiesen und dann auf die Befunde Rückert's (534), welche mir als die genauesten und bestgestützten erscheinen.

Rückert unterscheidet wie Balfour am jungen Pristiurus- und Torpedo-Ei die zwei p. 298 (Fig. 105) beschriebenen Hüllen. Bei älteren Eiern, insbesondere Reifeiern, tritt die auch von Balfour und den übrigen Beschreibern des Selachiereies — Citate bei Rückert — erwähnte Verdünnung und Atrophie dieser beiden Häute in hohem Grade ein. Interessant ist aber die Angabe Rückert's, daß sich an einzelnen Stellen, so vornehmlich oberhalb des Keimes, an diesen dann als eine einzige erscheinenden dünnen Hüllen noch eine Querstreifung erkennen lasse. Vgl. die Bemerkung zu den Angaben R. Fick's bei den Amphibien. Rückert will diese einfach erscheinende Hülle des reifen Selachiereies „Keimhülle" nennen. Ich glaube, daß man hier ohne neuen Namen mit „Eihaut" oder „Oolemma" auskäme. Nun beschreibt aber Rückert als eine zweite Hülle unter dem Namen „Dotterhaut" eine deutlich sichtbare feine Grenzlamelle des Ooplasma, die sich indessen nicht vom Dotter (Ooplasma) ab-

lösen lasse. Das wäre dann eine Art „Crusta“ im Sinne F. E. SCHULZE's, Biol. Centralbl., Bd. XVI, 1896. Aehnliches findet sich meines Wissens an allen großen meroblastischen Eiern und ist auch von diesem oder jenem Autor an solchen Eiern beschrieben worden. Ueber das Verhalten des Selachierdotters ist p. 246 und 251 das Nötige gesagt worden.

IV. Dipnoi, Ganoidei. (R. H.) Die Lurchfische und die Schmelzschupper besitzen im Bau und in der Entwickelung ihrer Eier, sowie in ihrer gesamten Fortpflanzungsweise große Aehnlichkeit untereinander, so daß wir sie getrennt von den übrigen Fischen und gemeinsam besprechen können. Hinsichtlich ihrer Eibildung schließen sie sich den Amphibien an, während sie den Teleostiern und Selachiern ferner stehen.

Zum Unterschied von allen übrigen Fischen sind die Eier von Ganoiden und Dipneusten holoblastisch; für solche haben sie aber im allgemeinen eine enorme Größe. Die kleinsten Eier besitzen nach SALENSKY (M. 835) der Sterlet, Acipenser ruthenus, 2 mm; nächstdem kommen der amerikanische Stör Lepidosteus osseus mit 3,3 mm (BASHFORD DEAN 341a), 3,5 mm (FÜLLEBORN 371a), Lepidosiren paradoxa mit 6,5–7 mm (KERR 440 I). Bei Amia calva ist das Ei in der Richtung vom animalen zum vegetativen Pol etwas verlängert, so daß der Längsdurchmesser 2,5—3 mm, der Querdurchmesser 2—2,5 mm mißt.

Umhüllt werden die Eier von einem festen Chorion, auf welches einwärts noch eine Dotterhaut folgt (KOWALEWSKI, OWSIANNIKOFF (M. 829) und SALENSKY l. c.). Das Chorion besteht bei Ganoiden aus 2 Lagen, einer inneren radialstreifigen Zona radiata (MARK, Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 19, 1890, BALFOUR M. 827, BASHFORD DEAN l. c.) und einer äußeren Zottenschicht, welche vermöge ihrer Quellbarkeit zur Befestigung der Eier an Fremdkörpern dient; es besitzt am animalen Pol einen Mikropylapparat, und zwar einen einzigen Kanal bei Amia (WHITMAN and EYCLESHYMER 600) und Lepidosteus, bei Acipenseriden eine Gruppe von Kanälen, deren Zahl von KOWALEWSKI auf 7, von SALENSKY auf 5—13 für den Sterlet angegeben wird. Bei den Dipneusten hat man bisher noch keine Mikropylen gefunden. Auch werden hier die Eier nach außen vom Chorion nach Art der Amphibieneier mit einer aus dem Eileiter stammenden Gallertschicht umhüllt, welche zum Ankleben an Fremdkörper dient, wenn auch die Klebkraft keine sehr große ist. Bei Ceratodus erreicht die Gallertschicht beim Quellen im Wasser eine gewaltige Mächtigkeit.

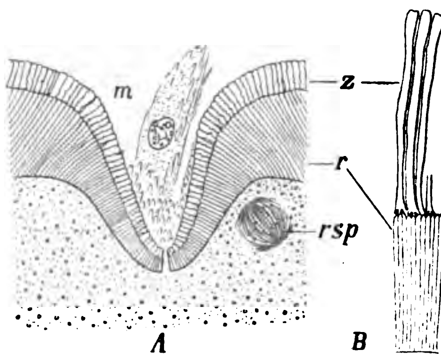


Fig. 112. A Querschnitt durch die Mikropyle von Lepidosteus. B ein Stück der Eihaut, stärker vergrößert. *m* Mikropyle mit eingelagerter Follikelzelle. *z* Zottenschicht. *r* radialstreifiges Chorion. *rsp* Richtungsspindel. Nach MARK l. c.

Die einzige genauere Schilderung, welche vom Chorion gegeben worden ist, stammt von MARK (1899) und bezieht sich auf Lepidosteus. Die schon im Ovar gebildete Umhüllung besteht aus einer inneren und äußeren Schicht. Die innere ist die mächtigere und wird von MARK Zona radiata genannt, weil sie von feinen Porenkanälen in radialer Richtung durchsetzt wird. Die äußere oder Zottenschicht besteht aus prismatischen, radial angeordneten, dicht aneinander gefügten Stäbchen mit keulenförmigen verdickten Außenenden, während die inneren Enden sich in mehrere Wurzelausläufer verlängern, die in die Zona radiata eine Strecke weit eindringen. Die Mikropyle entsteht, indem das Chorion trichterförmig in die Richtung des Dotters eingesenkt ist und beide Schichten sich gleichzeitig nach dem Grund des Trichters verdünnen. Am Grund liegt die kleine Oeffnung. Nach MARK sollen übrigens beide Schichten vom Ei selbst gebildet werden, zuerst die Zottenschicht, dann erst die Zona radiata. Da wir oben den Ausdruck Chorion auf Produktionen des Follikelepithels eingeschränkt haben, würde diese Bezeichnung — die Richtigkeit der MARK'schen Darstellung vorausgesetzt — für die Eihülle von Lepidosteus nicht passen. — Bei den übrigen Ganoiden scheint die Eihülle im wesentlichen denselben Bau zu besitzen.

Am Körper des Eies selbst kann man deutlich, wie beim Ei vom Salamandra maculosa, eine dotterarme Keimschicht von der dotterreichen Hauptmasse des Eies unterscheiden. Da der Dotter gefärbt ist, gelblich z. B. bei Lepidosiren, bräunlich bei Amia, so macht sich gewöhnlich der Unterschied in einer erheblich lichteren Färbung der Keimschicht bemerkbar. Bei den Eiern von Ceratodus und den Stören ist wie bei den Eiern der meisten Amphibien reichliches Pigment vorhanden; es bildet eine Schicht unmittelbar unter einer dünnen oberflächlichen Lage homogenen Plasmas, die am Hauptpol stärker entwickelt ist als nach dem entgegengesetzten Ende, so daß die dunkle Abschattierung des Eies umgekehrt ausfällt als bei den übrigen Arten, dunkel der animale Pol, heller der vegetative. Bei den Stören ist die Pigmentlage am oberen Eiende derart verteilt, daß eine starke genau polare Anhäufung durch eine lichtere ringförmige Zone von einem dichten Pigmentwulst am Rande der Keimschicht getrennt wird.



Fig. 113. Frisch abgelegtes Ei von Amia calva nach WHITMAN und EYCLESHYMER (600).

V. Teleostei. (W.) Die Eier der Knochenfische wechseln in der Größe zumeist von der eines Mohnkornes bis zu der einer Erbse. Wir haben bereits erwähnt, daß sie bei manchen Fischen, namentlich die kleinen Eier, durch schleimige Substanz in Massen vereinigt, als Laich, Synoion, ausgestoßen werden (p. 228); in anderen Fällen werden die Eier einzeln abgelegt. Solange die Eier in den Eierstöcken vereinigt liegen, bezeichnet man ihre Masse insgesamt als Rogen. Die Knochenfische und die zu den Ganoiden gehörigen Störe legen unter den Wirbeltieren wohl die größte Zahl von Eiern. Ueber 100 wird bei den Teleostiern wohl stets die mindeste

Zahl betragen; sie kann aber, wie beim Hecht und Karpfen, der Schleie u. a., auf 100000 und weit darüber steigen, um bei den Störfischen mehrere Millionen zu erreichen. Vergl. hierüber die weiter unten zu machenden Angaben.

Der Form nach sind die Eier der Knochenfische in der Regel kugelig, seltener, wie bei verschiedenen Gobius-Arten, länglich, ähnlich Dipteren-Eiern und auch kaum größer als diese. Sie sind meist von heller, gelblicher, grauer oder grauweißlicher Färbung, andere wieder, namentlich die pelagischen Eier, völlig wasserklar und durchscheinend: Belone, Labriden, Cristiceps argentatus u. a. Von Ctenolabrus geben A. AGASSIZ und WHITMAN (M. 2758) an, daß die Reifeier beim Ablegen leicht getrübt sind durch eine feine Granulierung, s. Fig. 114, daß sie sich aber im Meerwasser binnen wenigen Sekunden völlig klären. Fast immer ist die äußere „Eikapsel", um den allgemein gefaßten Namen von HIS (419) zu gebrauchen, etwas durchsichtig. Diese Eikapsel ist durchweg sehr resistent und elastisch, so daß man die Eier auf den Boden werfen kann, ohne daß sie platzen. — Die Knochenfischeier gehören, wie wir gesehen haben (p. 258), zu den meroblastischen.

Den im allgemeinen Teile gegebenen kurzen Bemerkungen über das chemische Verhalten (p. 231), über den Dotter (p. 245, 249), über das Eindringen von Wasser zwischen Eikapsel und Rindenschicht des Dotters, sobald die frisch gelegten Eier in das Wasser gelangen, und das völlige Heraustreten des Keimes bei dieser Gelegenheit (p. 252, 254 und 255) und über die Kerne und Kernkörperchen (p. 267) mag noch Nachstehendes, welches ich den Abhandlungen von HIS (419 und 420a) entnehme, hinzugefügt werden:

Nach den Untersuchungen MIESCHER's bestehen die Eikapseln der Lachseier aus einer im Wasser unlöslichen Eiweißmodifikation, lösen

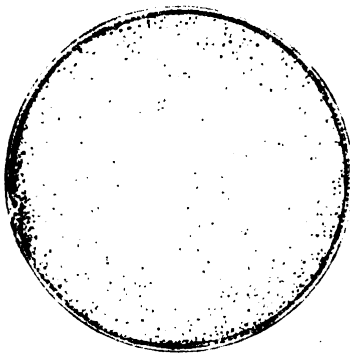


Fig. 114.

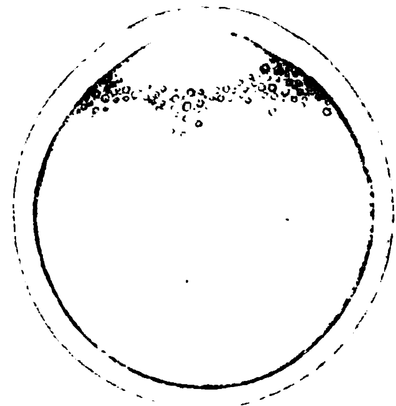


Fig. 115.

Fig. 114. Reifei von Ctenolabrus, spec. vor der Berührung mit Seewasser. Ooplasma leicht granuliert. Eikapsel. Nach AGASSIZ und WHITMAN (M. 2758). 50 : 1.

Fig. 115. Reifei von Esox lucius nach HIS (419). Die feine dunkle äußere Linie = Eikapsel. Die breitere helle Schicht = eingedrungenem Wasser. Die folgende dunklere schmale Zone = dem äußeren Ooplasma-Kontur + der Rindenschicht. Oben die hellere kugelförmig vorgewölbte Partie = Keim. Darunter die sogenannten „Oelkugeln" der Rindenschicht, dann der flüssige Dotter. 15 : 1.

sich auch nur schwer in Kalilauge; sie sind aber verdaulich und liefern eine zuckerfreie Peptonlösung; ferner enthalten sie 0,76 Proz. Schwefel und Spuren von Phosphor, der aber auch von anhaftender Dotterrinde abgeleitet werden könnte.

Der Eiinhalt besteht aus dem Keime, der Rindenschicht und der Dottermasse. (Die Ausdrücke „Hauptdotter" für „Keim" und „Nebendotter" für „Rindenschicht + Dottermasse", die von His noch verwendet werden, sind entbehrlich.) Ueber den Keim, s. Fig. 115, ist dem Gesagten nichts mehr hinzuzufügen. Die Rindenschicht ist im wesentlichen ein dünner, dicht unter der Eikapsel gelegener Protoplasmamantel, der mit der Peripherie des Keimes zusammenhängt, mit anderen Worten von dieser ausgeht und die centrale Dottermasse einschließt. Diese Schicht bildet insofern eine Uebergangsbildung zwischen dem rein protoplasmatischen, von Dotterbestandteilen fast vollständig freien Keime und der centralen Dottermasse, als sie zahlreiche größere und kleinere, glänzende, zum Teil gefärbte, Fetttropfen ähnliche, kugelige Gebilde enthält, die vielfach als „Oelkugeln" bezeichnet werden. Aber His macht mit Recht darauf aufmerksam, daß sie kein reines Fett sein können, da sie in Wasser stark quellen. Sie bestehen aber auch nicht reinweg aus derselben Substanz wie die centrale flüssige Dottermasse, denn sie mischen sich nicht mit dieser und bilden bei manchen Eiern, indem sie größtenteils zusammenfließen, eine große sogenannte „Oelkugel" von starker Lichtbrechung, die sich neben der Dotterflüssigkeit selbständig erhält.

Letztere nimmt als eine klare, flüssige Masse konzentrierten Gehaltes den größten Teil des Eikörpers ein, umschlossen vom Keime und der mit diesem zusamenhängenden Rindenschicht. Wir sahen schon, daß bei den Cyprinoiden auch feste Dotterkörper vorkommen. Bei den meisten Teleostiern ist aber der Dotter in gelöstem Zustande vorhanden.

Das unmittelbar nach dem Entleeren der Eier in das umgebende Wasser erfolgende Eindringen des letzteren ist für die Knochenfischeier ein normales Vorkommnis und ist zur Entwickelung der Eier nötig; die in der Eikapsel vorhandenen Radiärkanälchen bilden wohl den Weg. Der Keim, der beim eben gelegten Ei, wenn auch öfters gefärbt, durchscheinend ist, trübt sich im Wasser leicht; ebenso, und zwar stärker und unter einer Art Gerinnung, die Dotterflüssigkeit. Soll die Entwickelung der Eier ungestört vor sich gehen, so darf indessen kein Wasser zu der Dotterflüssigkeit selbst gelangen. Ich bin mit His der Meinung, daß der Keim zusammen mit der Rindenschicht den Zutritt des eingedrungenen Wassers zur centralen Dottermasse verhindert. Das eingedrungene Wasser befähigt den Eiinhalt zu Bewegungen, namentlich Rotationen, welche auch vielfach beobachtet werden. Fraglos mischt sich das eingedrungene Wasser diffusiv auch sofort mit Ooplasmabestandteilen, so daß die Flüssigkeit, welche man zwischen Eikapsel und Rindenschicht antrifft, schon bald nach ihrem Auftreten nicht mehr als „Wasser" bezeichnet werden kann. Siehe darüber weiteres zu Ende des Abschnittes V. „Teleostier".

Die größten Schwierigkeiten bieten die Hüllen der Fischeier, insbesondere das, was wir vorerst mit His (419), zusammenfassend, die Eikapsel genannt haben. Es lassen sich öfters mehrere Schichten gut unterscheiden.

(**R. H.**) Das Chorion des Teleostiereies erinnert bei vielen Arten an die Verhältnisse, welche wir bei Ganoiden kennen gelernt haben.

Bei Crenilabrus pavo (List 461d), Leuciscus rutilus (Hoffmann M. 2779), Alburnus lucidus (Brock M. 2900), Cobitis barbatula (Kölliker, Würzburger Verhandl., Bd. 8) und wahrscheinlich bei den meisten Cyprinoiden und vielen anderen Teleostiern besteht es aus der Zona radiata und der Zottenschicht (Fig. 116).

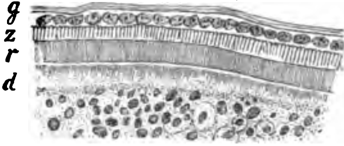


Fig. 116. Durchschnitt durch die oberflächlichste Dotterschicht und die Eihüllen von Alburnus lucidus (nach Brock). *g* bindegewebige Hülle mit Follikelepithel. *z* Zottenschicht. *r* Zona radiata des Chorion. *d* äußere radialstreifige Lage des Eies.

Erstere liegt nach innen und ist von feinen Porenkanälen durchsetzt, welche bei der Flächenansicht eine feine Punktierung, auf optischen oder wirklichen Durchschnitten die bekannte radialstreifige Struktur verursachen. Oefters ist an ihr eine äußere Schicht durch eine deutlich ausgeprägte Grenze von dem Rest unterschieden und auch durch verschiedenes Färbevermögen ausgezeichnet. Neben der radialen Streifung kann noch eine konzentrische Schichtung vorhanden sein. Wenn die Eier in das Wasser gelangen, kann die radiale Streifung infolge von Quellung undeutlich werden, so daß dann die konzentrische Streifung allein auffällt. So erklären sich wohl die Angaben v. Kupffer's (Die Entwickelung des Herings im Ei. Jahresber. der Kommission zur wissenschaftl. Untersuchung der deutschen Meere in Kiel, 1874—1876. Berlin, Wiegandt, Hempel und Parey, 1878), daß das Chorion des Herings in seiner äußeren Lage konzentrisch, in seiner inneren Lage radiär gestreift sei, und die Angaben Ryder's (M. 2808) und List's, daß die der Zona radiata der übrigen Fische entsprechende Schalenschicht bei Gadus morrhua und Crenilabrus pavo nur konzentrische Streifung erkennen lasse.

Die Zottenschicht besteht bei Leuciscus rutilus (Hoffmann l. c.) und Alburnus lucidus (Brock l. c.) aus keulenförmigen Zapfen, welche palissadenartig nebeneinander gestellt sind, bei Crenilabrus pavo (List l. c.) aus kleinen, äußerst regelmäßig geformten hexagonalen Prismen; sie quillt beim Uebertragen in das Wasser und verleiht den Eiern eine beträchtliche Klebkraft, vermöge deren sie an Fremdkörpern haften oder untereinander zu Gallertklumpen zusammenbacken. Man hat daher Ursache, bei Eiern, welche von klebriger Beschaffenheit sind, die Existenz einer Zottenschicht zu vermuten. Für das Heringsei, welches nach Kupffer (l. c.) mit einer homogenen klebrigen Schicht umhüllt ist, hat Hoffmann (l. c.) in der That nachgewiesen, daß dieselbe durch Verquellung einer radialstreifigen Schicht entsteht, die von der eigentlichen Zona radiata scharf unterschieden ist und offenbar wie bei Lepidosteus von palissadenartig zusammengefügten Zotten gebildet wird.

Sehr häufig ist die Zottenschicht rudimentär oder fehlt sogar ganz, z. B. beim Hecht, Salmoniden etc.; in anderen Fällen ist sie modifiziert oder vielleicht auch durch anderweitige Strukturen ersetzt, so bei den durch starke Klebkraft ausgezeichneten Eiern des Stichlings, vielen Scomberesociden, verschiedenen Arten von Gobius, Blennius u. s. w. Hier finden sich auf der Oberfläche der Zona radiata Fortsätze von mannigfacher Gestalt, die gewöhnlich als modifizierte Zotten gedeutet werden. Bei den Scomberesociden (Haeckel, Arch. f.

Anat. u. Phys. 1855, KÖLLIKER l. c.) sind sie über das gesamte Chorion verbreitet und bilden wurmförmig gewundene Fäden von enormer Länge. Bei Belone sind die Fäden kürzer, in geringerer Zahl und auf den Umkreis der Mikropyle (s. w. u.) beschränkt. In gleicher Weise ist bei den Stichlingsarten das Chorion im Umkreis der Mikropyle mit kleinen gestielten pilzförmigen Aufsätzen bedeckt (ca. 300 auf einem Ei). Ob die große Klebkraft des Eies von den beschriebenen Fortsätzen ausgeht, oder ob nicht etwa noch zwischen ihnen eine aus verquollenen Zotten hervorgehende Gallertschicht liegt, ist nicht genügend sichergestellt. Im letzteren Falle werden die Aufsätze nicht ohne weiteres den Zotten der übrigen Fische vergleichbar sein, sondern höchstens als besondere Differenzierungen derselben aufgefaßt werden können.

Die merkwürdigsten Verhältnisse zeigt jedoch die äußere Eihaut des Barscheies (Fig. 117), welche so sehr von allem Bekannten abweicht, daß sie für eine eigentümliche, dem Knorpel am nächsten stehende Gewebsform hat gehalten werden können (HIS 419). Leider ist die Deutung der Schicht trotz zahlreicher über sie erschienener Untersuchungen noch strittig. Die Zona radiata ist bei Perca fluviatilis besonders deutlich in eine schmalere äußere und breite innere Lage gesondert; sie ist außerdem nach außen von einer gewaltigen Gallertschicht umhüllt, welche von ihrem Entdecker JOH. MÜLLER (M. 1995) mit Unrecht der einige Zeit vorher von C. VOGT (M. 2818) beschriebenen Zona radiata von Coregonus verglichen wurde. JOH. MÜLLER schreibt der Oberfläche der Schicht an reifen, aber dem Eierstock entnommenen Eiern eine hexagonale Felderung zu. Vom Mittelpunkt eines jeden Feldes soll mit trompetenartig verbreitertem Ende ein Röhrchen ausgehen, welches wie ein Zahnbeinröhrchen aussehe und die Dicke der Gallerte durchsetze. Die betreffende Felderung wurde später in unzutreffender Weise von RANSOM (M. 2803) wieder abgebildet und beschrieben; sie ist durch das zierliche Mosaik des Follikelepithels hervorgerufen und fehlt daher an abgelegten Eiern. Die sogenannten Röhrchen sind durch Ausläufer der Follikelzellen bedingt, welche breit an jeder Zelle beginnen (daher die trompetenartige Verbreiterung der Röhrchen), oft einen korkzieherartig gewundenen Verlauf einhalten und bis zur Zona radiata vordringen (WALDEYER 591, BROCK l. c.). Nach dem Untergang der Follikelzellen und ihrer Ausläufer erhalten sich die von letzteren in die Gallerte eingegrabenen Röhrchen. In der Deutung der Gallertschicht stehen sich zwei Auffassungen gegenüber: 1) sie ist eine den übrigen Fischen fehlende Eikapsel, also eine Bildung eigener Art (MARK [M. 830], KÖLLIKER l. c.), 2) sie ist eine modifizierte Zöttchenschicht. Letztere Auffassung wäre berechtigt, wenn sich HOFFMANN's (l. c.) Angabe bestätigte, daß sich die Schicht als eine Lage kleiner Zöttchen bildet.

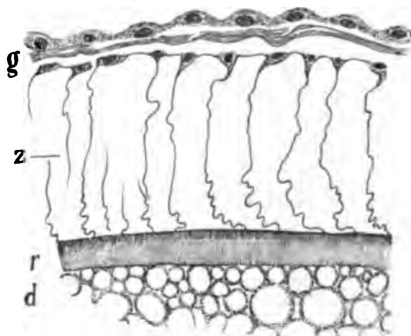


Fig. 117. Querschnitt durch Follikel, Chorion und angrenzenden Dotter des Barscheies (nach BROCK). *g* faserige Follikelwand. *z* Gallertschicht mit Zellen des Follikelepithels, welche Fortsätze in die Schicht entsenden. *r* Zona radiata, aus 2 Teilen gebildet. *d* Dotter.

Die Unsicherheit, welche in der Deutung der Eihüllen der Fische besteht, hat ihren Grund darin, daß wir über ihre Entwickelungsweise nicht genügend orientiert sind. Auch hier begegnen wir zweierlei Angaben. Nach der einen (KÖLLIKER, MARK ll. cc.) bildet sich im Follikel zunächst die Zottenschicht und später erst, zwischen ihr und der Eioberfläche, die Zona radiata, welche demgemäß kein Produkt der Granulosazellen wäre, sondern vom Ei ausgeschieden würde. Dann wird die Zona radiata „Dotterhaut" genannt. Nach der herrschenden Auffassung dagegen ist das Verhältnis umgekehrt (BROCK l. c.); die Zona radiata ist wie bei anderen Wirbeltiereiern ein Produkt der Granulosa, ebenso auch die Zöttchenschicht; die ganze Eikapsel der Fische wäre dann, wie es hier geschehen ist, als Chorion zu deuten.

Die interessanteste Struktur des Chorion endlich ist die von DOYÈRE und BRUCH unabhängig voneinander entdeckte Mikropyle, welche bei allen Teleostiereiern in Einzahl vorkommt (vergl. Ganoiden, Fig. 112 und Figg. 118—122, ferner die geschichtlichen Bemerkungen am Schlusse dieses Kapitels). An der Stelle, wo die Mikropyle liegt, ist das gesamte Chorion trichterförmig eingezogen, so daß es sogar etwas in den Dotter hineinragt. An den noch im Eierstocke befindlichen Eiern wird der Trichter von einer besonders großen Follikelzelle ausgefüllt (s. Fig. 112). Am Grunde des Trichters findet sich ein feiner, die Dicke des Chorion durchsetzender Kanal, dessen Durchmesser etwa der Breite eines Spermienkopfes der betreffenden Fischart entspricht. Bei der Flächenansicht der Mikropyle bekommt man konzentrische Kreise, ein innerer kleiner Kreis ist der Mikropylkanal selbst, ein weiterer äußerer Kreis entspricht der äußeren Umrandung der trichterförmigen Einsenkung des Chorion.

(W.) In den Figg. 118—122 lasse ich noch einige Bilder von Fischmikropylen nach HIS und OWSJANNIKOW zu näherer Erläuterung des Gesagten folgen. Bei der Forelle (Fig. 118) folgt auf eine flache „Mulde" der Eikapsel ein engerer „Zugangstrichter" (HIS 419) und dann der feine „Mikropylenkanal". An dessen Mün-

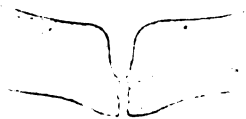


Fig. 118. Mikropyle von Salmo fario L. (Forelle) nach HIS (419). Taf. I, Fig. 10. Hartnack Obj. IX. Näheres im Text.

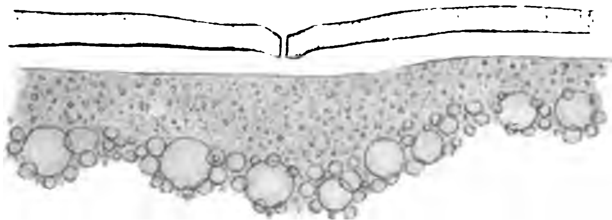


Fig. 119. Stück eines Eies von Salmo salar L. (Lachs). Mikropyle. Unter der Kapsel ein heller Zwischenraum, dann der Keim und die Rindenschicht. Nach HIS (419), Taf. I, Fig. 7. Hartnack Obj. V. S. Text.

dung gegen das Ooplasma hin (s. a. Fig. 119), vom Lachsei, bildet die Eikapsel einen kleinen Vorsprung. — Beim Lachsei (Fig. 119) finden wir eine flache Mulde, auf welche sofort der Mikropylenkanal folgt.

In Fig. 120 ist bei stärkerer Vergrößerung die Mikropyle eines Lachseies und bei derselben Vergrößerung ein Lachsspermium dazu gezeichnet; man sieht, daß die Mikropyle nur einem einzigen Spermium zur selben Zeit den Durchtritt gewähren kann.

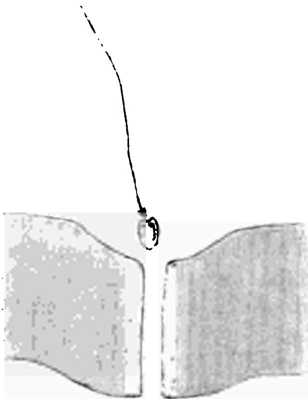


Fig. 120.



Fig. 121.



Fig. 122.

Fig. 120. Mikropyle von Salmo salar bei stärkerer Vergrößerung nebst einem dazu gezeichneten Spermium derselben Fischspecies. Nach His (419), Taf. I, Fig. 8. Hartnack, Syst. XII.

Fig. 121. Mikropylenpol von Gasterosteus aculeatus. Mikropylengrube (Mulde) von einer Schleimmasse mit Kernen ausgefüllt. Zöttchen auf der äußeren Eihaut (Zona radiata), welche zur Bildung der Grube stark eingebuchtet ist. Unter der Zona radiata noch eine helle Schicht (eingedrungene Flüssigkeit? W.). Dann die Rindenschicht und der Dotter, beides nur rechterseits gezeichnet. Oc. I, Obj. 2, Seibert. Nach Owsjannikow (M. 2799), Taf. III, Fig. 35.

Fig. 122. Mikropyle von Gasterosteus (spec.) von der äußeren Oberfläche des Eies gesehen. Faltungen der Eikapsel um die Mulde herum. Nach His (419).

Im ganzen schließt sich die Bildungsweise der Mikropyle bei Gasterosteus (aculeatus) (s. Fig. 121) der der Salmonidenmikropyle an. Nur ist die Mulde hier größer und mit einer schleimigen Masse ausgefüllt. Der Mikropylenkanal wird gegen das Keimbläschen, welches unmittelbar unter ihm gelegen ist, wieder etwas weiter, was bei der Forelle und dem Lachs nicht der Fall ist. Auch ist die Eikapsel im Bereiche der Mikropyle etwas verdickt. Von der Fläche gesehen zeigt sich die Eikapsel um die äußere Mikropylenöffnung herum in radiäre Falten gelegt (Fig. 122).

(R. H.) Nach innen vom Chorion wird von vielen Forschern, Vogt und Agassiz (M. 2818), Whitmann und Eycleshymer (600), Hoffmann, l. c., Oellacher (M. 2796), Foulton (373) und anderen noch eine weitere äußerst zarte Membran angenommen und als Dotterhaut bezeichnet. Ihre Existenz muß mindestens als im hohen Grade zweifelhaft angesehen werden, da insbesondere die neueren

Untersuchungen nichts über sie zu berichten wissen, weder an unbefruchteten noch an befruchteten Eiern. Viele Forscher wurden zur Annahme einer Dotterhaut geführt, durch die beim Eindringen des Wassers — siehe vorhin — zu beobachtenden Erscheinungen, daß das Wasser sich zwischen Eioberfläche und Dotter sammelt, und daß der Dotter, wenn man ihn durch Anstechen des Eies entleert, bei Berührung mit Wasser gerinnt. So kam man zur Vorstellung, es müsse zwischen Dotter und dem durch das Chorion eingedrungenen Wasser eine trennende und die Gerinnung verhindernde Membran vorhanden sein. Die ganze Schlußfolge ist unbegründet, da, wie wir sahen, die Rindenschicht den Dotter genügend gegen die Einwirkung des Wassers schützt.

In vielen Fällen (Oellacher, l. c.) ist es unzweifelhaft diese protoplasmatische Rindenschicht gewesen, welche zur Annahme einer Dottermembran geführt hat. Denn in diesen Fällen wird angegeben, daß die Dottermembran die unmittelbare Fortsetzung des Keims sei, was für die Rindenschicht zutrifft, mit dem Wesen einer Dottermembran dagegen unvereinbar wäre, daß ferner in ihr die für die Rindenschicht des Eies charakteristischen „Oelkugeln“ lagern. Auch ist es vollkommen willkürlich, das homogene Material, welches bei im Wasser liegenden Eiern das Chorion von der Dotteroberfläche trennt, für reines Wasser zu erklären. Viel wahrscheinlicher ist, daß die Flüssigkeit Beimengungen enthält. Schon geringe Beimengungen von Salzen würden hinreichen, die Dottergerinnung zu verhüten, welche z. B. in physiologischer Kochsalzlösung, selbst wenn man sie auf die Hälfte verdünnt, nicht zu stande kommt. Wahrscheinlich ist aber der betreffende Raum gar nicht von Flüssigkeit eingenommen, sondern von einer weichen, flüssigkeitsreichen Gallerte, wie sie bei den Eiern wirbelloser Tiere angetroffen wird.

VI. Amphibia. Was die Beschaffenheit der Eier der Amphibien anlangt, so sind dieselben ziemlich dotterreich und demgemäß von ansehnlicher Größe. Die kleinsten Eier findet man im allgemeinen bei Anuren. Ihr Durchmesser beträgt bei Pelobates fuscus 1,5 mm (Van Bambeke, M. 59), bei Rana temporaria 2 (1,80—2,12) mm (Born 296a).

Den Anuren schließen sich zunächst die Tritonen an, deren Eier 1,6—2 mm messen. Der Durchmesser des Eies schwankt beim Axolotl zwischen 1,5—3 mm (meist 2 mm), bei Amblystoma punctatum beträgt er 2 mm (Eycleshymer 357a), bei Salamandra maculosa nach Carnoy (321—323) 3,5 mm, nach Kupffer (M. 12) sogar 5 mm, nach Grönroos (388) meist 4 mm (3,8—5 mm) bei Necturus sogar 6 mm (Fülleborn). Die größten Eier finden sich bei den Gymnophionen, auf die ich wegen ihrer Besonderheiten später noch einmal zurückkommen werde. Der in den bekannten „Dotterplättchen“ abgelagerte Dotter ist im ganzen Ei verbreitet, am spärlichsten jedoch in der Umgebung des animalen Poles, wo sogar bei Salamandra maculosa eine nahezu dotterfreie Partie entstehen kann, welche an die Keimscheibe der Vögel erinnert. In ihr liegt das Keimbläschen, auf späteren Stadien der Ei- und Furchungskern. Bei Salamandra fällt die dotterfreie Region durch weißliche Farbe auf und unterscheidet sich ähnlich wie bei den Petromyzonten hierdurch von der gelblichen Hauptmasse des Eies. Diese für ein Amphibien-Ei auffallende Eigen-

tümlichkeit ist eine Folge des gänzlichen Pigmentmangels, welcher seinerseits wieder wohl mit dem Umstand, daß die Eier nicht ins Freie abgesetzt werden und so nicht an das Licht gelangen, in Zusammenhang zu bringen ist. Sonst gilt für die Amphibieneier als Regel, daß die animale Seite des Eies dunkler gefärbt ist als die vegetative, und zwar infolge Ablagerung reichlichen Pigments. Das Pigment findet sich vornehmlich in der Rindenschicht des Eies und breitet sich von der animalen Hälfte über den Aequator hinweg auch auf die vegetative Seite aus, wo es mit einer wenig scharf markierten Grenze aufhört. Von der Rinde aus erstreckt sich öfters ein zartes Pigmentnetz auch in die inneren Partien des Eies. Häufig findet sich ein Pigmentstrang im unreifen Ei, der, am animalen Pol beginnend, ein Stück weit nach dem Innern des Eies bis zum Keimbläschen reicht, welches er umhüllt. Er erzeugt eine als „figure claviforme“ (Van Bambeke M. 1936) beschriebene Zeichnung, welche auch nach dem Untergang des Keimbläschens noch eine Zeit lang bestehen bleibt. Am intensivsten ist die Pigmentierung bei den Anuren, am schwächsten bei den Tritonen. Noch deutlicher als bei unbefruchteten Eiern ist die Pigmentverteilung nach der Befruchtung; vergl. das betreffende Kapitel.

Ueber die Eihüllen der Amphibieneier ist noch immer keine Einigung erzielt. Sicher ist, daß schon im Ovar vom Follikelepithel eine Hülle ausgeschieden wird, das Chorion, welches sehr häufig (Robin, Journ. Anat. Phys. 1874, O. Schultze 547a) auch „Dottermembran“ genannt wird. Manche Autoren (Newport 682 I, Van Bambeke 274a, Fick 363) sprechen dann noch von einer weiteren zarteren Hülle einwärts vom Chorion, der Dotterhaut, andere bestreiten deren Existenz. Van Bambeke (274a) und andere, welche für eine Dotterhaut eingetreten sind, lassen dieselbe so dicht der Oberfläche des Eies aufliegen, daß sie nur schwierig von Pigmentkörnchen gereinigt werden könne und bei dem Furchungsprozeß miteingefaltet werde, was dafür sprechen würde, daß unter „Dotterhaut“ nur eine Grenzlage des Rindenprotoplasma, keine besondere Membran zu verstehen wäre.

Eine weitere Kontroverse ist (Fick), ob die Dotterhaut schon vor der Befruchtung vorhanden ist und infolge derselben nur deutlicher wird, oder ob sie überhaupt erst nach der Befruchtung in die Erscheinung tritt.

Stets wird das Amphibienei beim Passieren der Eiwege noch von weiteren Hüllen umgeben, die von den Eileiterdrüsen aus erzeugt werden. Van Bambeke (274a) unterscheidet 3 derartige Hüllen, 1) eine innere Kapsel, innerhalb welcher das Ei die später (s. Kapitel „Befruchtung“) zu besprechenden Rotationen ausführt, sie enthält beim Axolotl hell glänzende Kügelchen, hat ein faseriges Aussehen und entspricht wahrscheinlich der Lage, welche von Robin „Chorion“ genannt wird; 2) eine äußere Kapsel von krystallartiger Durchsichtigkeit und großer Festigkeit; 3) eine mächtige, in Wasser stark quellende, klebrige und daher zum Befestigen der Eier an Fremdkörper dienende Gallertschicht (couche agglutinante ou adhésive). (W.) Diese äußerste Hülle ist es denn auch, welche die Amphibieneier bei sehr vielen Arten zu einem Synoion, Laich, verbindet. Dieser Laich kann klumpig (Frösche) oder schnurförmig sein (Alytes, Pelobates, Bufo).

Bezüglich der Eihäute der Amphibien stimmt der Befund an den Eiern von Triton taeniatus, den ich an einem Präparate BENDA's, s. Fig. 123, erheben konnte, mit den Angaben O. SCHULTZE's (547a) überein. Man sieht unmittelbar unter dem Follikelepithel mit seinen abgeplatteten Kernen eine (dunkel gezeichnete) homogene Haut = Dotterhaut O. SCHULTZE, darunter deutliche, radiär gestellte Stäbchen, welche offenbar der äußersten Ooplasmalage angehören und das darstellen, was man als „Zona radiata" bezeichnet. Jedenfalls liegt es nahe, das anzunehmen. Betrachtet man die Zeichnungen R. FICK's (363), so will es mich bedünken, als ob man, unter anderem in den Figg. 6, 10, 11, 12, 13, 17a, 17b, 26 bis 30, an den vorzüglich ausgeführten Bildern gut erkennen könne, daß FICK's äußere Dotterhaut (Chorion oder auch Zona pellucida), wie er sie zu nennen vorschlägt, noch aus zwei Schichten, einer äußeren homogenen und inneren radiär gestreiften, bestehe. So kurz die radiären Streifen auch sind, so lassen sie sich stellenweise doch deutlich wahrnehmen. Allerdings muß man dann zugeben, unter Berücksichtigung der Figuren 10 und 30 bei FICK, daß noch eine innerste dritte, sehr feine Dotterhaut vorhanden ist, die zumeist als Grenzschicht des Ooplasma erscheint, aber, wie in Fig. 10 und 30 (l. c.) sich auch einmal isoliert zeigt. Sonach würde bei den Amphibien eine Zona radiata vorhanden sein — die Fig. 123 gestattet wohl kaum eine andere Deutung — die vom Ooplasma ihren Ursprung nähme. Oder aber man müßte zur Erklärung von Fig. 123 sagen: zuerst habe das Follikelepithel die Zona radiata gebildet, dann darüber peripherisch noch eine homogene Lage. Unter Umständen könne auch noch, wie beim Axolotl nach FICK, eine feine Dotterhaut sensu strictiore gebildet werden. Diese

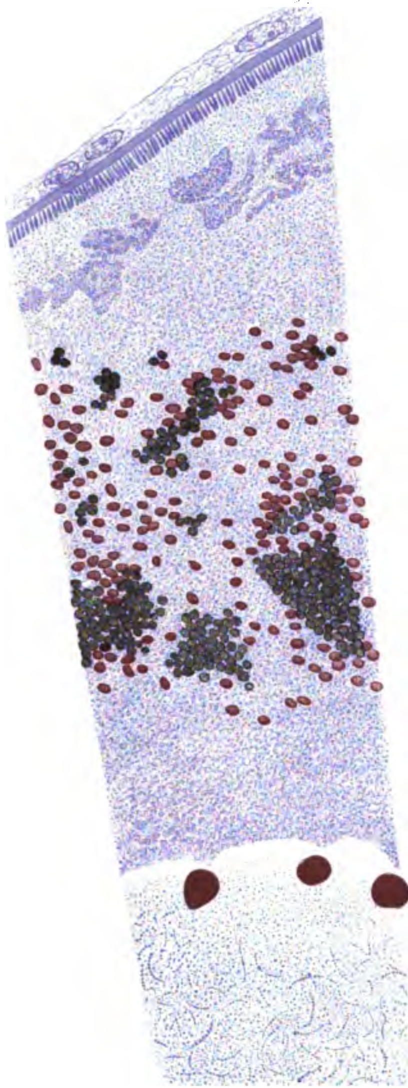


Fig. 123. Segment eines Eies von Triton taeniatus, nach einem Präparate von BENDA. Zeiß, homog. Imm. $^1/_{12}$, Ok. 4. — Erklärung im Text.

Dotterhaut FICK's ist ohne Zweifel identisch mit der „membrane vitelline" VAN BAMBEKE's (274a), sowie mit der bei den Selachiern erwähnten Grenzmembran RÜCKERT's. Ob sie in Fig. 123 vorhanden ist, oder in dem Stadium, in welchem sich das gezeichnete Triton-Ei befand, überhaupt noch nicht vorhanden war, will ich nicht entscheiden. Das letztere ist mir in Rücksicht auf die Befunde R. FICK's das Wahrscheinlichere. Vgl. hierzu das vorhin bei der allgemeinen Besprechung der Eihüllen Gesagte, p. 288 ff.

VII. Reptilia. (R. H.) Die Eier der Reptilien sind nächst den Vogeleiern die größten bei den Wirbeltieren vorkommenden Eier; sie sind daher zur Untersuchung der Reifungs- und Befruchtungserscheinungen wenig geeignet, woraus es sich erklärt, daß wir über die ersteren gar nicht, über die letzteren sehr unvollkommen orientiert sind.

Wie beim Vogelei hat das als „Gelbei" aus dem Ovar austretende Ei der Reptilien meist eine gelbliche oder orange Färbung; es erinnert auch an dasselbe in seiner feineren Struktur. Bei den Eidechsen besteht es nach SARASIN aus konzentrischen dunkleren und helleren Schichten, welche um eine der Latebra vergleichbare Stelle (Dotterorgan) gruppiert sind, nur daß diese nicht im Centrum der Eikugel lagert, sondern an wechselnden Stellen angebracht ist. An einem Pol sind die Schichten sehr dünn und fließen zu einer linsenförmigen, das Keimbläschen enthaltenden Masse zusammen, der Keimscheibe. Sicher festgestellt ist nur die Existenz einer Hülle, über deren Entstehung, ob vom Dotter oder vom Follikel, die Ansichten der Forscher geteilt sind. Sie entspricht der Zona radiata der bisher betrachteten Wirbeltiereier und soll im folgenden „Chorion" genannt werden. Sie zeigt bei allen Reptilien eine deutliche radiale Streifung, eine Struktur, die ja meist auf Porenkanäle zurückgeführt wird. Bei Schildkröten-Eiern glauben freilich AGASSIZ und CLARK (M. 2279) sich überzeugt zu haben, daß die Schicht in kleine Prismen zerlegt werden kann.

Nach EIMER (M. 1963) soll nach innen von der Zona radiata ein feines Häutchen, die Dotterhaut vorhanden sein und ein gleiches nach außen, das „Chorion". Völlig unverständlich und von keinem neueren Forscher bestätigt sind die Angaben, daß zwischen der Dotterkugel und der Dotterhaut ein besonderes Epithel lagere, wie das Follikelepithel außerhalb des Chorion (AGASSIZ u. CLARK, EIMER).

Allen Reptilien gemeinsam ist die fibröse Eihaut (Schalenhaut), eine Membran, welche aus mehreren Lagen besteht, die oft durch Präparation voneinander getrennt werden können. Jede Membran wird von feinen Fasern gebildet, welche in ihrer Beschaffenheit am meisten an elastische Fasern erinnern. Sie beginnen mit Verdickungen, oft mit deutlichen Kolben und verlaufen im großen und ganzen mit der Oberfläche des Eies parallel. Bei den Eidechsen sind sie namentlich in den oberflächlichen Lagen wirr angeordnet und machen dadurch den Eindruck einer körnigen Schicht. Bei den Schildkröten beschreiben AGASSIZ und CLARK eine sehr regelmäßige Anordnung: innerhalb einer und derselben Schicht sollen die Fasern parallel verlaufen, die Faserrichtungen zweier auf einander folgenden Schichten sollen sich dagegen unter rechten Winkeln kreuzen. Auch bei den Krokodilen sind zwei im allgemeinen senkrecht zu einander gestellte Fasersysteme

vorhanden, von denen das eine im wesentlichen in der Richtung der Längsachse, das andere der Quere nach angeordnet ist.

Zwischen den Fasern finden sich auch isolierte Kolben, für die ein Zusammenhang mit Fasern nicht hat erwiesen werden können. Ferner ist der Zwischenraum zwischen ihnen von einem homogenen Bindemittel erfüllt, welches um so mehr hervortritt, je spärlicher die Fasern sind. Dies gilt im allgemeinen für die oberflächlichste Lage. Für Schlangen beschreibt Nathusius (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 21 und 38) hier eine homogene Schicht, die nach außen durch eine trübe Cuticula abgeschlossen werde.

Die äußerste Schicht der Schalenhaut ist meist mit Kalk imprägniert. Die Verkalkung fehlt bei den durchsichtigen Schalen lebendig gebärender Formen (Lacerta vivipara), sie ist bei den meisten Lepidosauriern nicht sehr stark entwickelt und ebenso bei manchen Seeschildkröten (Chelone), denen man eine lederartige Schale zuschreibt. Dagegen ist eine harte Kalkschale nach außen von der fibrösen Eihaut entwickelt bei manchen Schlangen, vor allem aber bei den meisten Schildkröten und allen Krokodilen; bei Schlangen besteht sie entweder aus lockeren, rosettenförmigen, pflasterartig aneinander gefügten Plättchen oder dichtgefügten, an die Mamillarschicht der Vogeleischale erinnernden Säulchen (Nathusius); bei Schildkröten und Krokodilen ist sie eine dicke Kalkkruste, dicker selbst als die Schale des Vogeleies. Von letzterer unterscheidet sie sich durch ihre rauhe Oberfläche (s. Fig. 124), weil die für das Vogelei charakteristische glatte cuticula-artige äußere Schicht fehlt. Die Rauhigkeiten der Oberfläche erzeugen bei Krokodileiern eine zierliche Zeichnung, indem sie zu Riffen aneinander schließen, welche wie die Windungen einer Hirnkoralle mäandrisch angeordnet sind (Voeltzkow). Bei Schildkröten und Krokodilen ist die Schalendicke von Porenkanälen durchsetzt.

Bei Eidechsen und Schlangen liegt die Schale dem Chorion direkt auf; es fehlt eine ernährende Eiweißschicht. Gleichwohl findet in manchen Fällen — ob in allen, ist fraglich — eine Ernährung des Eies durch die Schale hindurch statt, wahrscheinlich, indem das Eiweiß, welches von den Wandungen des Uterus stammt, sofort vom Ei aufgenommen wird (Leuckart). Sarasin (M. 2354) fand, daß das Ei von Lacerta agilis nach Abzug der Schale in der Zeit vom Eintritt in den Eileiter bis zur Geburt um 1/3 seines Gewichts zunimmt.

Reichlichere Ausscheidung von Eiweiß führt bei vielen



Fig. 124. Ei von Crocodilus americanus Seba. Rauhe Oberfläche der Eischale. Natürliche Größe. Nach Clarke (328), Taf. IX, Fig. 3.

Reptilien zur Bildung einer besonderen Eiweißschicht zwischen Chorion und Schalenhaut. Dieselbe findet sich andeutungsweise bei Hatteria, ist stärker entwickelt bei Krokodilen, am mächtigsten aber bei



Fig. 125. Ei von Alligator mississipiensis DAUDIN, von oben her eröffnet. Die Kalkschale, soweit sie erhalten, zeigt zackige Ränder; unter diesen kommt rechts und links die weiße Schalenhaut vor. In der Mitte sieht man das verhältnismäßig große kugelige Gelbei, in dessen Mitte wiederum die kleine helle Keimscheibe, links davon als weiße, etwas unregelmäßige Linie den Rand der Keimhaut (am Gelbei). Die dunklere, das Gelbei zunächst umgebende Masse ist das Eiweiß. Nach CLARKE (328), Taf. IX, Fig. 7. Natürl. Größe.



Fig. 126. Ei von Alligator mississipiensis DAUDIN. Ein großer Teil der Kalkschale ist weggebrochen; man sieht die große mittlere kreideweiße Zone der Schalenhaut. Nach CLARKE (328), Taf. IX, Fig. 5. Natürl. Größe.

Schildkröten; bei Krokodiliern und Cheloniern hat sie auffallende Konsistenz, so daß man Schale und Schalenhaut entfernen kann, ohne daß die nunmehr durch die Eiweißlage gegebene Form des Eies verändert wird. Noch bezeichnender für die Konsistenz ist eine andere Wahrnehmung. Die Eiweißschicht besteht aus einzelnen Lagen. Man kann die einzelnen Lagen abziehen, ohne das Ausfließen des Restes zu bewirken.

Die Untersuchungen von AGASSIZ und CLARK (l. c.) machen es wahrscheinlich, daß die Eiweißmassen in die inneren Lagen der Schalenhaut abgelagert werden. Man findet nämlich bei Schildkröten Eier im oberen Abschnitt des Oviducts, bei denen die Schalenhaut schon entwickelt ist, die Eiweißschicht aber noch nicht ihre definitive Mächtigkeit erreicht hat. Man muß daher annehmen, daß das Eiweiß durch die Dicke der Schalenhaut hindurch auf den Dotter abgelagert wird. Die genannten Autoren fanden ferner, daß in den Eiweißschichten sich feine ovale Körner finden, die in parallelen Reihen angeordnet sind; je mehr man nach außen kommt, um so mehr schließen die Körner zu Fasern zusammen, die den Fasern der Eihaut entsprechen. Dazu kommt als

weiteres Moment der Uebereinstimmung, daß zwei aufeinander folgende Schichten die Körnerreihen in gekreuzter Anordnung zeigen. Es liegt daher nahe, anzunehmen, daß die Eiweißschicht, welche man bei Krokodilen, Schildkröten und, wie ich gleich hinzufügen will, Vögeln, durch faserige Zwischenlager gestützt, zwischen Schale und Chorion des Eies findet, sich auf die Nährflüssigkeit zurückführen läßt, welche zur Ernährung des Embryo bei Lepidosauriern durch die fibröse Schale hindurch abgeschieden wird. Da die Lepidosaurier ihre Eier im allgemeinen länger im Mutterleib behalten, kann hier die Eiweißausscheidung eine kontinuierliche und allmähliche sein, bei der es zu keiner Anhäufung kommt. Die Abscheidung muß dagegen eine energischere werden, wenn die Eier rascher den Eileiter und Uterus passieren. Das Ei kann daher das Nährmaterial nicht bewältigen, und so bildet sich die Anhäufung in den inneren Lagen der Faserhaut aus.

(**W.**) Die Untersuchungen von CLARKE (328) ergaben noch eine eigenartige Besonderheit am Ei von Alligator mississipiensis DAUDIN. Hier tritt in der Mitte des Eies bald nach der Ablage desselben in der Schalenhaut eine quer zur Längsachse desselben gestellte, kreideweiß erscheinende Zone auf (Fig. 126), welche auch durch die Kalkschale hindurch zu erkennen ist und sich mit fortschreitender Entwickelung des Embryo noch weiter nach den Polen hin ausdehnt.

In Fig. 125 ist ein völlig geöffnetes Ei derselben Species wiedergegeben, bei welchem die Entwickelung der Keimhaut schon ziemlich weit vorgeschritten ist; man sieht — vgl. die Erklärung der Figur —, daß die anatomischen Verhältnisse hier ganz ähnlich denen eines Vogeleies, speciell eines Hühnereies sind (s. w. u. Fig. 128). Nur ist vom Eiweiß des Alligatoreies noch zu bemerken, daß dasselbe in der Gegend der Ränder der kreideweißen Zone an der Schalenhaut befestigt ist, so daß es nicht ohne weiteres ausfließt.



Fig. 127. Junges Ei von Hatteria punctata in seinem Follikel (1 mm Durchmesser). Außen die bindgewebige Follikelwand, mit den an ihren abgeplatteten Kernen kenntlichen Follikelepithelzellen. Oben (in der Figur) ist die Follikelwand vom Ei abgehoben, unten liegt sie ihm dicht an in natürlicher Lage. Am Ei erkennt man die Zona radiata als äußerste Hülle, darunter eine schmale hellere Ooplasmaschicht, dann die dunkle Hauptmasse des Ooplasma. Etwas nach links das Keimbläschen mit zahlreichen Nukleolen. Um das Keimbläschen eine helle Schicht. Nach G. OSAWA (507).

In Fig. 127 wiederhole ich die p. 259 bereits zum Abdrucke gekommene Fig. 79, die ein junges Ei von Hatteria punctata GRAY zur Ansicht bringt, um alle Teile eines jungen Reptilieneies mitsammen übersehen zu können. Vgl. dazu auch das p. 259/260 Gesagte. Ferner erinnere ich in Bezug auf die Eihüllen, insonderheit die Zona

radiata, an Fig. 104, aus der hervorgeht, daß an jungen Eiern außen auf der Zona radiata noch eine sich in Eisenhämatoxylin schwärzende dünne, homogen erscheinende Haut vorhanden ist, so daß die Hüllen solcher Eier sich genau verhalten wie bei Triton (Fig. 123). Vgl. das p. 312 Gesagte.

VIII. Aves. Die sämtlich mit einer äußeren harten verkalkten Schale versehenen Vogeleier sind so gut in ihrer äußeren Erscheinung, nach Gestalt, Färbung und sonstigem physikalischen Verhalten bekannt, daß es kaum nötig erscheint, hier noch vieles darüber mitzuteilen. Ohnehin ist bereits in den Abschnitten α, β, γ über den allgemeinen Aufbau, das chemische Verhalten und den Bau des Dotters der Vogeleier manches dargelegt worden.

Das gelegte Vogelei, was wir meinen, wenn wir den Namen „Vogelei“ schlechtweg gebrauchen, setzt sich in verschiedenen Abschnitten des weiblichen Geschlechtstractus zusammen. Im Eierstocke bilden sich die Vogeleier, wie die Eier aller übrigen Tiere, aus den Geschlechtszellen und erscheinen dort zunächst im Keimepithel unter der Form rundlicher, bläschenförmiger Ureier. Später werden sie in ihre GRAAF'schen Follikel eingeschlossen und wachsen darin unter einer Massenproduktion von Dotter zu den „Gelbeiern“ (reifen Eierstockseiern) heran, zu den Bildungen, die wir im gewöhnlichen Sprachgebrauche beim gelegten Vogelei als das „Eigelb“ oder den „Eidotter“ zu bezeichnen pflegen. Ein Gelbei besteht aus einer, wenn auch zarten, so doch verhältnismäßig widerstandsfähigen Dotterhaut, dem Keime und dem Dotter. Da unter den natürlichen Verhältnissen sämtliche Vogeleier in dem oberen Teile des Eileiters, bevor sich die festen Hüllen gebildet haben, also noch als „Gelbeier“ bereits befruchtet zu werden pflegen, so haben die gelegten Eier keinen unveränderten „Keim“ (s. p. 226) mehr, wie er noch in den reifen Eierstockseiern vorkommt, sondern seine Stelle wird von einem mehr oder weniger weit zum Morulastadium fortgeschrittenen jungen Embryo oder, wenn man lieber will, „gefurchten Keime“ eingenommen, und es beginnt sich die Keimhaut zu bilden. Das sich darbietende Bild ist ähnlich dem der Fig. 125 vom Alligator. Dieser „Morula-Keim“ wird als die „Keimscheibe“ Discus proligerus, im täglichen Leben auch als „Narbe“ (Cicatricula) oder „Hahnentritt“ bezeichnet[1]). Im reifen Eierstocksei liegt der hier noch unveränderte Keim als abgeplattete Protoplasmamasse dicht unter der Dotterhaut und enthält, wieder peripher, also unmittelbar an der Dotterhaut gelegen, das gleichfalls abgeplattete Keimbläschen. Die Reifungsteilungen unter Bildung der Polzellen scheinen im oberen Teile des Eileiters stattzufinden. Seltsamerweise ist über diese Vorgänge, so wie über das Eindringen der Spermien und die Befruchtungserscheinungen bei dem so häufig untersuchten Vogelei kaum etwas bekannt.

1) Die Namen „Keimscheibe“, „Cicatricula“, „Narbe“, „Hahnentritt“ pflegen sowohl für den ungefurchten Keim des Reptilien- und Vogeleies — das Wort „Keim“ im Sinne BONNET's (p. 226) verstanden — gebraucht zu werden, als auch für die kleine scheibenförmige Embryonalanlage, wie sie sich an der Stelle des Keimes im befruchteten gelegten Ei findet (vergl. Fig. 125), also für den „Morula-Keim“, wie er im Texte bezeichnet wurde. Ich halte dafür, daß man das Eiprotoplasma, wie es im unbefruchteten Ei, im Eierstocksei, vorkommt, und welches das „Keimbläschen“ enthält, stets mit BONNET als „Keim“ schlechtweg bezeichnen sollte und daß man den Namen „Keimscheibe“ nur für den gefurchten Bildungsdotter des gelegten Eies zu verwenden hätte.

Nicht alle Vogeleier gelangen zur Reife; viele werden im Eierstocke zurückgebildet und dann resorbiert (s. w. u.) Gelangt ein reifes Eierstocksei in die Tube, (was so vor sich geht, daß es, frei über die Oberfläche des Eierstockes hervorragend, von dem großen, weiten, muskulösen Tubentrichter umfaßt wird, der Follikel sich eröffnet und das austretende Ei von dem Trichter aufgenommen wird), dann gleitet das Ei weiterhin unter spiraliger Drehung in dem Eileiter hinab, wird in dessen oberem Teile befruchtet und erhält dort die Eiweißhülle mit den Chalazen. Im unteren Abschnitte wird es von der Schalenhaut und endlich im Uterus des Tieres von der Kalkschale umgeben. Die Zeit, in der sämtliche Hüllen sich fertig bilden, beträgt kaum 2 Tage. Wir besitzen hierüber insbesondere Untersuchungen von Coste (M. 850, 851) und Oellacher (M. 2000).

Beim Legen scheint das Hühnerei mit dem stumpfen Pole voranzugehen. S. darüber die näheren Angaben bei Gadow (Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 6, Abt. 4, p. 881).

Die Form der Vogeleier ist, wenn auch zumeist, doch nicht immer die bekannte „ovoide“, die ja daher ihren Namen hat; wir finden indessen auch walzenförmige, gleichpolige Vogeleier (Tinamus, Crypturus, Apteryx, die Megapodidae, Caprimulgidae, Macropterygidae und Trochilidae) und solche, die sich der Kugelgestalt nähern (Chalcophaps [Columbiformes]), die Alcedinidae und Meropidae. Völlig kugelförmig sind die meisten der sogenannten „Spareier“, d. h. Eier ohne Dotter, wie sie gelegentlich in den Nestern der verschiedensten Vogelarten gefunden werden. Die Eier der Scolopacidae und Charadridae können als „kreiselförmig“ bezeichnet werden.

Sehr wechselnd ist bekanntlich die Größe der Eier von dem kleinen Ei der Kolibriarten bis zum Straußenei (Länge bis 15 cm, Breite bis 12 cm, Gewicht 1,5 kg) und den fast kopfgroßen Eiern der neuseeländischen und madagassischen vorweltlichen Riesenvögel — Dinornis- und Aepyornisarten. Die Eier von Aepyornis maximus Geoffr. sind 6mal so groß wie Straußeneier und kommen in ihrer Masse, wie leicht zu berechnen ist, etwa 150 Hühnereiern gleich. Im Verhältnis zu seiner Körpergröße erzeugt aber der Kiwi (Apteryx, Shaw) die voluminösesten Eier, die die Größe von Schwaneneiern besitzen, während das Tier selbst nur einem Cochinchinahuhne gleichkommt[1]).

Die Zahl der Eier, welche die Vögel legen, bis sie zu bebrüten anfangen, das Gelege, schwankt gleichfalls, aber in engeren Grenzen = 1—18; sie ist bei den einzelnen Arten für das jedesmalige Gelege fast genau dieselbe. Aus nur einem Ei besteht das Gelege bei den Spheniscidae (Pinguinen), aus 2 bei den zahlreichen Arten der Tauben; es bestehen nur wenige Ausnahmen; aus 7—12—18 bei den Enten und Hühnervögeln; die Gattung Perdix scheint das reichste Gelege zu haben. Die Zahlen 3—6 treten am häufigsten auf.

Die so bemerkenswerte Färbung der Vogeleier ist wissenschaftlich in allen Beziehungen noch nicht völlig aufgeklärt. Es kommt hier sowohl der Schutz für das Ei selbst (gegen Entdeckung) als auch der Schutz des sich entwickelnden Embryos gegen Licht und Sonnenwärme in Betracht. Bemerkt zu werden verdient, daß die Eier aller Rep-

1) Eine Anzahl der vorstehenden Daten teilte mir Professor Dr. Reichenow, Kustos am Berliner zoologischen Museum, gütigst mit.

tilien weiß sind; sie werden ja auch dem Sonnenlichte während der Entwickelung entzogen. Aber auch viele Vögel haben, wie bekannt, gänzlich weiße Eier.

Bauverhältnisse der Vogeleier, insbesondere die der Eihüllen. (**R. H.**) Wie die Vögel systematisch nur einen hoch entwickelten, einseitig spezialisierten Ausläufer der Klasse der Reptilien darstellen, so läßt sich die gleiche Betrachtungsweise auch auf die Beschaffenheit der Eier ausdehnen. Wir hatten bei den Reptilien gesehen, daß im allgemeinen die Komplikation der sekundären Eihüllen im gleichen Maße zunimmt, wie die Zeit des intrauterinen



Fig. 128. Halbschematischer Durchschnitt eines Hühner-Eies (Gallina domestica) nach ALLEN THOMSON aus O. HERTWIG's Lehrbuch, 7. Aufl. Fig. 11, p. 16. Die dickere äußerste dunkle Linie stellt den Durchschnitt der Kalkschale dar. Darunter zwei feine dunkle Linien bezeichnen die Schalenhaut, Membrana testacea; rechts weichen sie auseinander, um einen linsenförmigen helleren Raum, die Luftkammer, einzuschließen. In der Mitte der große dunkle, mit hellen konzentrischen Streifen durchsetzte Körper ist die fast ganz aus Dotter bestehende Eizelle (Gelbei). Die Streifen bedeuten dünne Schichten des sogenannten weißen Dotters, welche zwischen die Masse des hier dunkel gehaltenen gelben Dotters eingeschaltet sind. Die flaschenförmige helle Figur in der Mitte bezeichnet ebenfalls eine Masse weißen Dotters, die PURKYNE'sche Latebra; nach oben wird sie von dem kleinen (dunklen) linsenförmigen Keime, der Cicatricula (Narbe) gedeckt. Der Raum zwischen Schalenhaut und Eizelle, dem Gelbei, ist mit dem Eiweiß (Albumen) ausgefüllt; in demselben erstrecken sich links und rechts je ein dunkler gedreht verlaufender Strang, die Chalazae, Hagelschnüre, in der Richtung von der Dotterhaut zur Schalenhaut.

Daseins sich verkürzt. Die fibröse Schale sondert sich immer mehr in eine äußere verkalkende Lage, die Schale im engeren Sinne, eine fibrös bleibende Lage, die Schalenhaut, und die vom Eiweiß durchsetzten Schichten. Da nun die Zeit, in welcher die Eier im Uterus verbleiben, bei den Vögeln abermals eine Abkürzung erfahren hat, selbst im Vergleich zu den Schildkröten, ist es begreiflich, daß die erwähnten Differenzierungen bei ihnen ihren Höhepunkt erreicht haben.

Das eigentliche Vogelei, das sogenannte Gelbei, besteht, wie bemerkt, im Eierstocke aus dem Keime und dem Dotter. Letzterer bildet zur Zeit, wo die Entwickelung noch nicht begonnen hat, fast die gesamte Masse des Ooplasma. Der Keim liegt auf der Dotterkugel als eine dünne Scheibe dotterarmen Protoplasmas ausgebreitet, welche bei jeder Lage des Eies nach aufwärts schaut, weil analog den Eiern der Amphibien eine gesetzmäßige Verteilung der schwereren und leichteren Bestandteile Platz gegriffen hat. Da der Keim und auch die Keimscheibe leichter sind, muß die im Eiweiß suspendierte Dotterkugel beim Wechsel der Lage sich so lange drehen, bis der Keim (Keimscheibe) die ihm zukommende Lage wieder eingenommen hat.

Der Dotter besteht aus dem gelben und weißen Dotter, zwei Modifikationen des Dottermaterials, welche, abgesehen von der Färbung, durch verschiedene Struktur der Dotterkugeln unterschieden sind (s. p. 245, Fig. 68). Beim gekochten Ei behält der weiße Dotter eine weichere Konsistenz als der hart gerinnende gelbe Dotter. Beide Arten des Dotters zeigen eine ganz bestimmte Verteilung. Im Centrum des Eies liegt eine Anhäufung weißen Dotters, die „Latebra". Von hier aus erstreckt sich ein Strang gleicher Substanz bis an die Keimscheibe heran. So entsteht unter der Keimscheibe eine flaschenförmige Masse weißen Dotters, um welche die übrigen Dottermassen konzentrisch abgelagert sind derart, daß weißliche und gelbliche Schichten miteinander alternieren. Stets wird dabei die Oberfläche des Eies von einer Lage weißen Dotters eingenommen (s. Fig. 128).

Auch der Keim, bezw. die Keimscheibe läßt eine Zeichnung erkennen: eine weißliche Randschicht umschließt eine durchscheinende mittlere Partie, deren Centrum wieder weißlicher erscheint. Das Aussehen ist durch eine Flüssigkeitsansammlung unter der Keimscheibe bedingt. Die weißliche Randschicht bezeichnet die Ausdehnung, in welcher die Keimscheibe dem Dotter aufliegt, die durchscheinende Partie die Gegend der Flüssigkeit, das weiße Centrum, welches auch als Pander'scher Kern bezeichnet wird, deutet die durchscheinende Latebra mit ihrem Strange an. Das Gelbei wird von einer faserigen Hülle, der „Dotterhaut", umgeben, deren morphologische Deutung trotz vielfältiger Untersuchung unklar ist. Am natürlichsten würde es scheinen, die Hülle als die modifizierte Zona radiata aufzufassen, wie wir sie bei allen Wirbeltieren bisher gefunden und als Chorion gedeutet haben. Dieser Ansicht wird aber widersprochen; es sei die faserige Lage eine Neubildung, eine „Adventitia", während die vorübergehend nachweisbare Zona radiata gänzlich schwinde oder zu einer dünnen innersten Lage reduziert werde, Holl (M. 1976). Ganz neuerdings ist die Auffassung noch weiter kompliziert worden. Die Dotterhaut, wie sie aus dem Follikel stamme, soll nach dem Uebertritt in den Eileiter eine Verstärkung erfahren durch eine dünne fibröse Lage, welche der Eiweißschicht zuzurechnen sei (Mitrophanow). Die neuere Auffassung gründet sich auf die Beobachtung von Eiern mit kleinen Blutergüssen, welche wie rote Flecke auf dem Gelbei erscheinen und sich nicht durch Pinseln entfernen lassen, weil sie in der „Dotterhaut" selbst liegen. Untersuchung auf Schnitten ergiebt dann, daß an der Dotterhaut durch die eingelagerten Blutkörperchen 2 Lagen unterscheidbar werden, eine innere Lage, welche der Zona radiata + Adventitia entspricht, und eine äußere Lage, welche als die innerste zur „Dotterhaut" hinzugeschlagene fibröse Eiweißschicht gedeutet werden müßte.

Wir kommen zu den vorhin aufgezählten Umhüllungen, welche nach der Befruchtung innerhalb der weiblichen Ausführwege gebildet werden. An den Ausführwegen unterscheidet man wie bei den Reptilien drei Abschnitte: den Trichter, den Eileiter und den Uterus. Sehr häufig wird dann noch das kurze vom Uterus in die Kloake überleitende Stück als ein besonderer 4. Abschnitt bezeichnet. Die Bedeutung dieser Teile für die Hüllenbildung wurde gleichfalls vorhin schon angegeben. Wir beginnen mit der Kalkschale.

Die Kalkschale besteht aus 3 wenig scharf voneinander ab gesetzten Lagen. Die innerste derselben ist die Mamillenschicht-

sie besteht aus Kalksäulchen, die senkrecht zur Schalenoberfläche gestellt sind und mit abgerundeten Enden — daher der Name „Mamillen" — gegen die Schalenhaut vorspringen; benachbarte Mamillen können in ihrem Verlauf untereinander verschmelzen, so daß das Bild verästelter Säulen entsteht; die einzelnen Säulchen sind um einen organischen Kern entwickelt und zeigen eine Schichtung parallel der Oberfläche Fig. 129.

Nach außen gehen die Kalksäulchen in eine dichtere Kalkschicht über, die aus netzförmig verbundenen der Oberfläche parallelen Faserzügen sich aufbaut und unter den drei Schichten bei weitem die größte Mächtigkeit hat. Nach außen schließt dann eine glatte Cuticula an, eine oft unvollkommen verkalkte und dann weiche, oft auch feinkörnig verkalkte und dann kreidige Lage, welche für die Glätte der Eioberfläche Ursache ist.

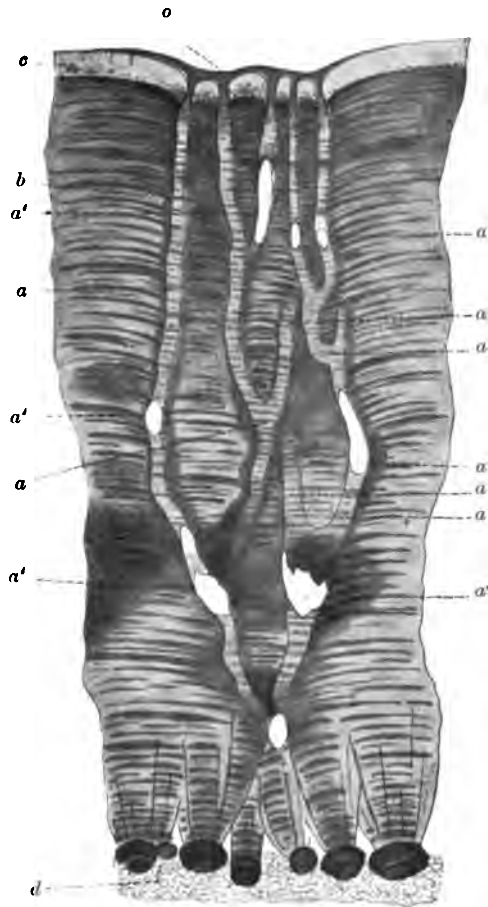


Fig. 129. Querschliff durch die Schale des Straußeneies nach NATHUSIUS KÖNIGSBORN. *a* verästelte Kanäle. *a'* Stellen, wo dieselben angeschliffen sind. *o* ihre Mündungen auf der Schalenoberfläche. *c* Schalencuticula. *b* geschichtete Kalkschale. *d* fibröse Schalenhaut.

Auch die Schale des Vogeleies ist von Porenkanälen durchsetzt. Dieselben sind einfache Röhren bei den meisten Eiern; bei den Eiern der Ratiten sind sie verästelt, s. Fig. 129; ein auf der Innenseite beginnender einheitlicher Stamm giebt zahlreiche feine Kanälchen ab, deren Mündungen sämtlich am Grund einer gemeinsamen grubenförmigen Vertiefung der Schalenoberfläche liegen. Da zahlreiche solcher Stämme vorhanden sind, sind auch zahlreiche Gruppen von Oeffnungen über die Schalenoberfläche verbreitet. Die Substanz der Cuticula dringt eine Strecke weit in die Porenkanäle ein, vielleicht schließt sie sogar die Oeffnungen derselben; sie ist in Wasser quellbar. Trockene Eischalen sind daher für Luft und Wasser leicht durchgängig. Die Permeabilität hört aber sofort auf, wenn man zuvor die Cuticula längere Zeit angefeuchtet und zur Quellung gebracht hat. Schabt man die Cuticula ab, so wird damit der Einfluß der Befeuchtung auf die Durchgängigkeit der Schale sofort aufgehoben.

(**W.**) Ueber die Zahl und die Verteilung der Porenkanälchen in der Kalkschale des Hühnereies haben wir jüngst interessante Mitteilungen von Rizzo (529) erhalten. Man hat im Mittel rund 7600 äußere Porenöffnungen anzunehmen; von diesen kommen am spitzen Eipole auf 1 qmm 0,90, am stumpfen Eipole, da, wo die Luftkammer sich befindet, 1,49 und in der äquatorialen Eizone 1,31. Die Stellung der Porenöffnungen ist ziemlich regelmäßig, an einigen Regionen in Halbkreisen, an anderen geradlinig.

(**R. H.**) Die Färbung der Schale hat öfters nur in der äußersten Schicht, der Cuticula, ihren Sitz und erstreckt sich von hier aus in die Porenkanäle hinein. Häufiger verbreitet sich die Färbung in die übrigen Teile der Schale; sie kann sogar die ganze Schalendecke durchsetzen.

Die nach innen von der Schale folgende Schalenhaut ist aus derselben Art Fasern gebildet, wie die Schalenhaut der Reptilien; doch fehlen die terminalen Anschwellungen. Die Fasern sind nach allen Richtungen hin gekreuzt. Wie es schon bei manchen Reptilien zutrifft, kann man an der Schalenhaut 2 Lamellen unterscheiden und auch durch Präparation von einander trennen. An einem Ende des Eies weichen die Lamellen auch unter natürlichen Verhältnissen auseinander und umschließen einen von Luft erfüllten Raum, die Luftkammer des Eies. Man kann an den meisten Vogeleiern ein stumpfes und ein spitzeres Ende unterscheiden. Die Luftkammer liegt stets am stumpfen Pole (s. Fig. 128).

Die zwischen Chorion und Schalenhaut gelegene Eiweißschicht besteht vornehmlich aus flüssigem, wasserreichem Albumin, das durch faserige Membranen auch am entleerten Ei etwas zusammengehalten wird. Zerschneidet man die letzteren, so fließt das Eiweiß ab. Die Verteilung der faserigen Membranen in Lagen, welche der Oberfläche parallel verlaufen, ist Ursache, daß auch das Eiweiß im gekochten Zustand eine deutliche Schichtung erkennen läßt. Auf einem Durchschnitt wechseln dunklere und lichtere Partien; erstere entsprechen der Lage der Faserzüge, innerhalb deren das Eiweiß nicht so homogen gerinnt wie in den Zwischenlagen. An das Gelbei grenzt zunächst eine Lage flüssigen Eiweißes, dann eine von Faserzügen durchsetzte Schicht, die Membrana chalazifera, deren Namen auf den Umstand zurückzuführen ist, daß von ihr die Chalazen oder „Hagelschnüre“ ausgehen.

Unter Chalazen versteht man zwei faserige Stränge, welche von den beiden den Schalenenden zugewendeten Seiten des Gelbeies ausgehen und eine Strecke weit in der Eiweißmasse verlaufen, ohne aber die Schalenhaut zu erreichen (Fig. 128). Sie können daher nicht das Ei in seiner Lage befestigen, sondern nur wie Puffer wirken und bei stärkeren Erschütterungen das Ei gegen Stoß schützen. Sie entspringen nicht von der Dotterhaut, sondern von der nächsten Faserlage der Eiweißschicht, so daß ihr Ursprung von der Oberfläche des Gelbeies durch eine dünne Lage flüssigen Eiweißes getrennt bleibt. In ihrem Verlauf sind die Chalazen spiralig gedreht, und zwar die Chalaze der Seite des stumpfen Pols im entgegengesetzten Sinne als die andere. Man erklärt diese Eigentümlichkeit durch die Annahme, daß das Ei beim Passieren des Eileiters um seine Längsachse gedreht wird und mit seiner Oberfläche daher eine Spirale beschreibt, daß gleichzeitig die Enden der beiden Chalazen fest liegen und die Drehung nicht mitmachen.

Auch am Eiweiß hat man versucht, den Einfluß der Spiraldrehung des Eies nachzuweisen. Die Schichtung des Eiweiß soll nicht konzentrisch,

sondern spiral angeordnet sein; bei vorsichtiger Präparation soll man die Lagen in Spiraltouren abwickeln können (Meckel v. Hemsbach, M. 1893). Doch haben diese Angaben Widerspruch erfahren (v. Nathusius).

(**W.**) Beziehungen des feineren Baues der Eihüllen, namentlich der Kalkschalen der Vogeleier zur Systematik des Ordo avium, hat zuerst H. Landois (455a) aufzudecken unternommen; ihm zufolge können die Species häufig aus der mikroskopischen Struktur der Eischale erkannt und bestimmt werden. Doch sind über diese interessante Frage noch weit eingehendere Untersuchungen nötig.

Der eifrigste Erforscher der Eihüllen der Vögel und Reptilien ist W. v. Nathusius; seine jüngsten Schriften über diesen Gegenstand sind unter den Nrn. 496, 498 und 499 aufgeführt. Für die älteren verweise ich auf H. Gadow's Litteraturverzeichnis (l. c.) Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.

Als größere und zusammenfassende Werke über die Eier der Vögel nenne ich noch die folgenden: Baedeker (271 a), R. Blasius (294 a), Des Murs (343 a), Hewitson (416 I), Lefèvre (458 c), Morris (488 I), A. Newton (500 b), v. Reichenau (526 a), Taczanowski (575 a), Tyzenhauz (582 I) und besonders den im Jahre 1901 mit einer ersten Lieferung, betreffend die Raditae und von den Carinatae die Tinamiformes, Galliformes, Hemipodii, Pteroclidiformes, Columbiformes, Opisthocomiformes, Ralliformes, Podicipedidiformes, Colymbiformes, Sphenisciformes, Procellariiformes, Alciformes und Lariformes, erschienenen „Catalogue of the Collection of Birds eggs in the British Museum (natural history) — London, Longmans & Co., dessen Abbildungen und kurze prägnante Beschreibungen vortrefflich sind. Verfasser ist E. W. Oates, welcher auch die 2. Auflage von Allan Hume's „Nests and Eggs of Indian Birds" besorgt hat. Das British Museum besitzt zur Zeit eine Sammlung von über 50000 Vogeleiern, das Berliner zoologische Museum rund 25000.

IX. Mammalia. (R. H.) Nachdem man lange Zeit angenommen hatte, daß alle Säugetiere lebendige Junge gebären, wurde in dem letzten Viertel des verflossenen Jahrhunderts durch Haacke (394) und Caldwell (M. 1472 und No. 318 u. 319), später auch durch R. Semon (707) festgestellt, was schon früher wiederholt vermutet worden war, daß die Monotremen (Echidna, Ornithorhynchus, voraussichtlich auch Proechidna) Eier legen. Von den äußerst kleinen, dotterarmen Eiern der placentalen Säugetiere unterscheiden sich die Eier der Monotremen durch ihren Dotterreichtum und ihre ansehnliche Größe, womit weiter zusammenhängt, daß sie nach Art der Reptilien- und Vogel-Eier eine partielle diskoidale Furchung haben. Die Eier der placentalen Säugetiere einerseits, der Monotremen andererseits bilden somit zwei Extreme, zwischen denen die Eier der Beuteltiere vermitteln, wenn sie auch im allgemeinen den ersteren näher stehen.

Die reifen Eier der placentalen Säugetiere sind ungefähr 0,1—0,2 mm groß (0,06 bei Igel und Maus, 0,9 beim Meerschweinchen, 0,18 bei Hund und Kaninchen), sie sind mit einer verhältnismäßig starken, durch ihre Helligkeit (gegenüber dem bei durchfallendem Licht dunkel erscheinenden Ooplasma) ausgezeichneten und deshalb Zona pellucida genannten Hülle ausgerüstet; diese Hülle wird wegen ihrer oft allerdings nicht nachweisbaren radialen Struktur auch als Z. radiata bezeichnet. Wir wollen sie im folgenden „Chorion" nennen, wenn es auch keineswegs fest-

steht, daß sie vom Follikelepithel erzeugt wird. Eine Mikropyle ist sicher nicht vorhanden, bei der weichen Beschaffenheit des Chorions auch überflüssig. Ob unterhalb des Chorions noch eine weitere, den Dotter nach außen abgrenzende Membran vorkommt, ist zweifelhaft; ihre Existenz wird von REICHERT und E. VAN BENEDEN mit Bestimmtheit behauptet, von den meisten Forschern aber in Abrede gestellt. Sehr auffallend ist die lange Persistenz eines Teiles des Follikelepithels. Schon innerhalb des GRAAF'schen Follikels gruppieren sich die direkt an das Ei grenzenden Follikelzellen äußerst regelmäßig um das Chorion herum, indem sie sich zu langen, radial gestellten Cylindern ausziehen, deren Kern am peripheren Ende der Zelle untergebracht ist. Ausgerüstet mit diesen Follikelzellen, der sogenannten Corona radiata (Eiepithel, WALDEYER) treten die Eier in den Oviduct über; sie können ihre zellige Umhüllung selbst längere Zeit nach der Befruchtung bewahren. (W.) Nach E. VAN BENEDEN besteht bei den Chiropteren eine besonders starke Zona pellucida,



Fig. 130. Nahezu ausgewachsene Oocyte von Lepus cuniculus. Behandlung mit Eisenhämatoxylin nach M. HEIDENHAIN. Die Epithelzellen zeigen deutlich ihren Zusammenhang durch Fortsätze und gehen in eine unmittelbar auf der tief geschwärzten Zona pellucida lagernde, scheinbar syncytiale Masse über. Das Ooplasma gewinnt bei dieser Behandlung ein hellgefleckte Aussehen. Keimbläschen nicht sichtbar. Dr. KOPSCH praep.; Frl. E. MAGEN del.

an der man, wie auch WALDEYER angegeben hat, eine äußere dünne granulierte Lage und eine stärkere innere homogene unterscheiden kann; die radiären Streifen finden sich in dieser, sind jedoch nicht immer deutlich. Nach Behandlung mit Eisenhämatoxylin schwärzt sich die Zona intensiv, s. die betreffende Angabe bei v. EBNER (350, p. 59), und die Zellen der Corona radiata erscheinen unmittelbar auf der Zona pellucida wie in einem syncytialen Zusammenhange, s. Fig. 130. Letzteres soll damit nicht als intra vitam bestehend hingestellt sein.

(R. H.) Außerordentlich viel größer sind die Eier der Monotremen; schon beim Uebertritt vom Ovar in den Oviduct mißt ihr Durchmesser bei Ornithorhynchus 2,5 mm (CALDWELL, l. c.), bei Echidna 3 mm (CALDWELL) oder sogar 3,5—4 mm (R. SEMON, l. c.) In ihrer Struktur erinnern sie noch an die Eier der Vögel und Reptilien; ihr Dotter besteht aus gelblichen und weißlichen Teilen, welche konzentrisch geschichtet sind. Ein Centrum der Schichtung ist in einer centralen, weißlichen Masse gegeben, welche der Latebra des Vogeleies verglichen werden kann. Die weißliche Masse ist nach dem Ende, an welchem der Bildungsdotter in Form einer Keimscheibe lagert, zu einem flaschenhalsartigen Fortsatze ausgezogen.

Wenn die Eier abgelegt werden, sind sie bei Echidna 15 mm (nach SEMON 16,5 mm) lang und 12 mm (nach SEMON 13 mm) breit. Sie haben somit, während sie Eileiter und Uterus passierten, d. h. nach der Befruchtung und während der ersten Stadien der diskoidalen Furchung, durch Nahrungsaufnahme ähnlich den Eidechseneiern eine gewaltige Vergrößerung erfahren.

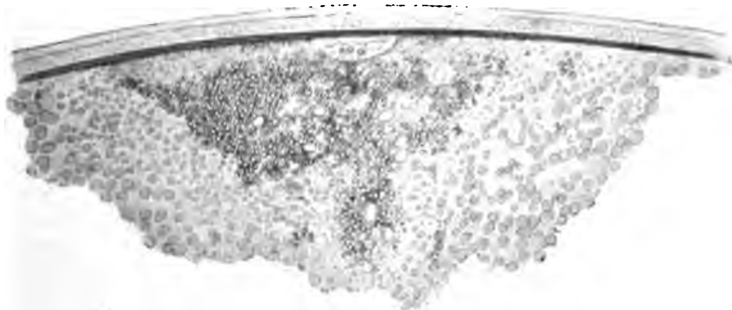


Fig. 131. Stück des Durchschnittes eines ungefurchten Echidna-Eies (Species?) aus dem Eileiter. Zu äußerst die Schale, dann das Proalbumin (Eiweißschicht), darunter das dunkle Chorion (vitelline membran CALDWELL). In der Mitte dicht am Chorion der Durchschnitt des abgeplatteten Keimbläschens, zunächst umgeben, wie beim Vogelei, von einem flach ausgebreiteten, fast dotterfreien Keime. Von diesem aus senkt sich nach abwärts, ähnlich einer Latebra, weißer Dotter mit kleineren Dotterkörpern; ringsherum gelber Dotter mit größeren Dotterkörpern. Nach CALDWELL (318, 319) Taf. XXXI, Fig. 1.

Zum Teil freilich ist die Größenzunahme auch auf die Bildung sekundärer Eihüllen zurückzuführen. Im Ovar sind die Eier von einem Chorion umgeben, an dem man bisher noch keine radiale Streifung hat nachweisen können, ferner von einer dünnen, eiweiß-

haltigen Schicht. dem Proalbumin CALDWELL's. Die Eierstockseier von Echidna hat G. A. GULDBERG (392a) genauer beschrieben. In den Eileitern wächst das Proalbumin zu einer nicht unbeträchtlichen Eiweißlage heran; auf ihrer Oberfläche wird dann die aus Keratin bestehende Eischale abgelagert, welche bei Ornithorhynchus sogar verkalkt. Während das Ei den Uterus passiert. wird die Eiweißschicht resorbiert, so daß nun Chorion und Schale wie bei Eidechsen direkt aneinander grenzen. Dagegen hebt sich jetzt das Chorion vom Dotter ab, und es entsteht so ein Zwischenraum, welcher von einer in Reagentien koagulierenden, offenbar eiweißhaltigen Flüssigkeit erfüllt wird.

Die Eischale von Echidna besteht aus 2 Schichten, einer inneren homogenen Lage und einer äußeren radialstreifigen. Die innere Lage verdünnt sich beim Wachstum des Eies immer mehr, bis sie nur noch ein zartes Häutchen darstellt. Die äußere Lage nimmt dagegen gewaltig an Masse zu: Ihre Struktur wird von CALDWELL anders geschildert als von SEMON. Nach CALDWELL besteht sie aus radialen Stäbchen oder Zotten, nach SEMON dagegen ist sie eine zusammenhängende Lage, von radialen Kanälen durchsetzt, die in ihrem Verlauf bauchig erweitert sind. Die äußere Lage ist es, welche an Masse zunimmt und so die Verdickung der gesamten Schale verursacht. Dabei werden die radialen Kanäle in ein anastomosierendes Lückensystem umgewandelt, welches in unregelmäßiger Weise die Schalendicke durchsetzt. Kurz vor der Eiablage wird schließlich die Schale noch von einer dritten Lage, einer bräunlichen Cuticula, überzogen.

Die Eier der Beuteltiere sind zur Zeit, wo sie in den Oviduct übertreten, von sehr verschiedener Größe, bei Phascolarctus cinereus 0,17 mm (CALDWELL), also eher kleiner, jedenfalls nicht größer als das menschliche Ei, bei Didelphys virginiana (SELENKA) 0,5 mm. Sichergestellt für dieselben ist nur die Existenz eines Chorion; dagegen ist es zweifelhaft, ob eine als Proalbumen zu bezeichnende Lage vorhanden ist. Im Uterus findet sich später eine beim Opossum sogar ganz gewaltige Eiweißschicht, welche von einer besonderen äußerlichen Lage umhüllt wird (s. Fig. 132). In letzterer erblickt SELENKA eine mit dem Ei entleerte allmählich faserig umgewandelte Lage von Follikelzellen, während CALDWELL und SEMON

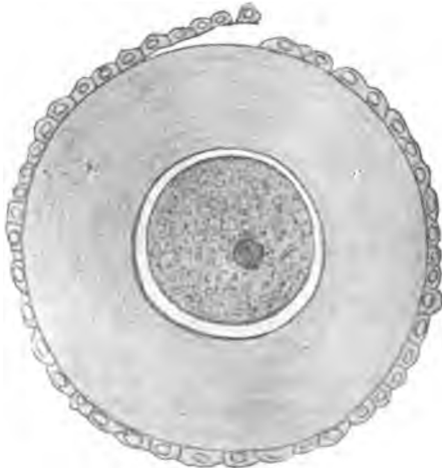


Fig. 132. Ungefurchtes Ei von Didelphys virginiana (Marsupialia) aus der oberen Hälfte des Eileiters. Zu äußerst eine Zellenlage (mitgenommenes Follikelepithel SELENKA), darunter eine dicke Eiweißschicht. Dann ein heller Raum (perivitelliner Raum SELENKA), dann das Ooplasma mit Keimbläschen. Als Zona (Rest) müßte wohl der dunkle innere Kontur der Eiweißschicht angesehen werden. SELENKA meint, daß die Zona frühzeitig schwinde. Nach SELENKA (M. 914, 915), Taf. XVII, Fig. 1.

sie als Aequivalent der Monotremenschale deuten und Reste des Follikelepithels nach innen von der Schale zeichnen. Nach ihnen schwindet auch bei den Beuteltieren die Eiweißschicht, so daß Chorion und Schale direkt aufeinander folgen.

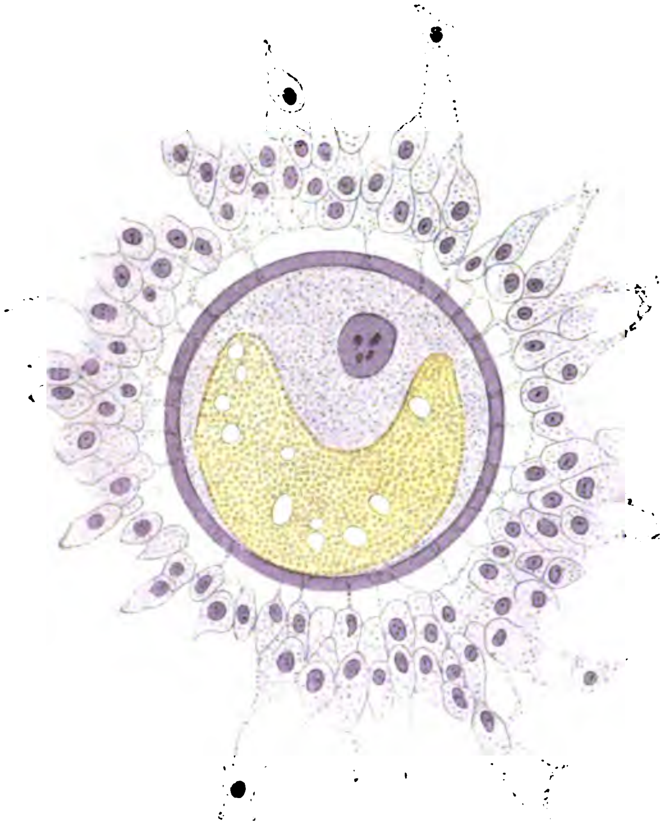


Fig. 133. Nahezu ausgewachsene Oocyte von Phascolarctus cinereus (Marsupialia) aus einem Eierstocksfollikel. Nach außen die Corona radiata mit Fortsätzen der Zellen, welche einen hellen Zwischenraum durchsetzen und dann durch eine dickere dunkle Hülle bis zum Ooplasma vordringen. Diese dunkle Hülle nennt CALDWELL „vitelline membran“. Richtiger wird sie, s. Text, als „Chorion“ (Zona pellucida) bezeichnet. Im Ooplasma ist eine (gelbe) dotterreiche (nach unten gelegene) halbmondförmige Schicht und eine hellgraue Masse, in der das Keimbläschen liegt (weißer Dotter) zu unterscheiden. Nach CALDWELL (318, 319), Taf. XXIX, Fig. 5.

(W.) Die Eier der placentalen Säugetiere bewahren nach Größe, — s. die vorhin angegebenen Maße — Bau und Form noch am meisten den Charakter der Ureier, d. i. den einfacher Zellen.

Von den Eiern der übrigen Vertebraten kommen ihnen die der Acrania am nächsten (s. S. 293). Vorhin wurde bereits darauf hingewiesen, daß es Gewebszellen giebt, die größer sind als die placentalen Säugetiereier (S. 244). In der Form durchweg kugelig, zeigen sie im Bau ziemlich getreu auch noch die Charaktere gewöhnlicher membran-

führender Zellen. Immerhin verdient aber hervorgehoben zu werden, daß die Reifeier der Säugetiere, ja auch bereits deren im Wachstume ausgebildete Oocyten, keineswegs alle als „dotterarm“ bezeichnet werden dürfen, jedenfalls nicht im Verhältnis zu ihrer Größe. Bei den meisten der gewöhnlich zur Untersuchung gelangenden Säugereier aus diesem Stadium sind die Dotterkörper doch so reichlich entwickelt, daß sie, wie bemerkt, dem Ooplasma ein bei durchfallendem Lichte dunkelkörniges Aussehen verleihen und das Keimbläschen nebst den rein protoplasmatischen Teilen vielfach verdecken.

Wenn vorhin die Eier der placentalen Säugetiere „dotterarm“ genannt wurden, so geschah das im Gegensatze zu den Eiern der Monotremen und hatte insofern seine volle Berechtigung.

Indem die Dotterkörper ziemlich gleichmäßig das Ooplasma durchsetzen, gewinnt dessen Protoplasma einen pseudowabigen Bau. Um das Keimbläschen, welches im Verhältnisse zum Eivolumen als sehr groß bezeichnet werden muß, ist jedoch ein dotterfreies Ooplasma als hellere Schicht stets ein wenig reichlicher angehäuft. E. Pflüger (517). Mit dem Beginne der Reifeteilungen rückt die Vesicula germinativa wie bei den übrigen Eiern dicht an die Oberfläche; sie ist auch bereits bei den nahezu reifen Eiern exzentrisch gelegen, nach E. van Beneden bei den Fledermauseiern schon in jungen Oocyten.

Bei den Eiern der Chiropteren beschreibt E. van Beneden (288) in der Mitte ein helleres dotterarmes Ooplasma und eine ebensolche dünne Rindenschicht dicht unter der Zona pellucida. Zwischen beiden Schichten liegt dann wie eine Ringschale eine dotterreiche Schicht; in dieser lagert das Keimbläschen, welches mit seinem peripheren Umfange die Rindenschicht, mit seinem zentralen die helle innere Schicht berührt. Der Dotterreichtum der Fledermauseier ist indessen verschieden; fast völlig frei von den glänzenden charakteristischen Dotterkörpern ist nach E. van Beneden (l. c.) das Ei von Vespertilio mystacinus.

Die intermediäre, gewöhnlich dotterreiche Schicht erscheint an den Ovarialeiern der Fledermäuse, welche mit Osmium oder mit Kleinenberg'scher Flüssigkeit fixiert waren, im Gegensatze zu dem obengeschilderten Bilde des frischen Eies heller als die beiden anderen Schichten und von deutlich netzförmiger Textur.

X. Homo. Die Eier des Menschen stimmen in allen wesentlichen Punkten mit denen der Säugetiere überein. Ueber die menschlichen Ureier möge das S. 238 ff. Gesagte verglichen werden. Im Nachstehenden wird besonders von den herangereiften Oocyten die Rede sein; ein Reifei und der Prozeß der Reifeteilungen ist beim Menschen noch niemals mit Sicherheit beobachtet worden. Das, was man gewöhnlich als ausgebildete menschliche Eier beschrieben hat und was auch wir der nachstehenden Schilderung, im wesentlichen nach den Befunden W. Nagel's und neueren eigenen, zu Grunde legen, sind eben die den nahezu sprungreifen Follikeln menschlicher Ovarien entnommenen Oocyten.

Waldeyer hat (s. bei Nagel, 490) unterschieden: fertige Eier und reife Eier; W. Nagel fügt diesen hinzu die „reifenden“ Eier. Unter „fertigen“ Eiern sind diejenigen zu verstehen, bei denen die Deutoplasmabildung vollendet, die Zona pellucida gänzlich ausgebildet und das Keimbläschen dicht an die Peripherie gerückt ist,

ohne jedoch weitere Veränderungen erlitten zu haben. Das fertige Ei hat die definitive Größe erreicht; wenigstens darf man sagen, daß es während des Prozesses der Reifung und nach geschehener Befruchtung bis zur ersten Furchungsteilung bei Säugetieren keine irgendwie erhebliche Größenzunahme mehr erleidet, und dies dürfte auch für den Menschen zutreffen.

Unter einem reifenden Ei versteht NAGEL das Ei in dem Zustande, in welchem es sich während der Richtungsteilungen befindet. Reif ist das Ei (Reifei), sobald aus dem Keimbläschen nach der letzten Richtungsteilung und Ausstoßung der zweiten Polocyte der Eikern im Sinne O. HERTWIG's geworden ist. Vergl. das p. 224 ff. Gesagte. In der hier gegebenen Begriffsbestimmung eines Reifeies ist eine noch etwas schärfere Fassung versucht worden, als sie BONNET (s. p. 224) gegeben hat. Letzterer spricht noch von einem „Keimbläschen" bei einem Reifei, wenn die Richtungskörperchen abgeschnürt sind. Ich erachte es nicht für einen Fehler, dies zu thun, denn wenn, wie es doch der Fall ist, das Keimbläschen den Kern der Eizelle darstellt, und wenn die Polzellenbildung eine echte Zellteilung ist, dann ist auch der nach Ausstoßung der Polzellen im Ei verbleibende Kern doch ein Enkelstück des Keimbläschens und kann weiterhin so benannt werden. Da dieser Kern aber vom Keimbläschen sich in allerlei Eigenschaften unterscheidet, s. Kap. „Befruchtung", so kann man, um das Reifei möglichst scharf zu definieren, den Namen „Eikern" statt Keimbläschen mit Vorteil zu verwenden.

Nach der Meinung NAGEL's müßten die reifenden Eier des Menschen noch in den Eierstocksfollikeln gesucht werden, die Reifeier dagegen im Anfangsteile der Tube. Wie gesagt, kennen wir diese beiden Stufen des menschlichen Eies noch nicht. Wir wissen auch nicht, zu welcher Periode der Ausbildung des Ovulum humanum das Eindringen der Spermien erfolgt und wie dies geschieht.

Von dem gewöhnlich sogenannten reifen Ei des Menschen, d. i. also von der ausgewachsenen Oocyte, dem fertigen Ei, giebt in der neuesten (7.) Auflage seines Lehrbuches O. HERTWIG p. 13, im wesentlichen nach W. NAGEL, folgende übersichtliche Beschreibung, die ich fast wörtlich übernehme, da ich dieselbe durchaus zutreffend finde und nichts Besseres an ihre Stelle zu setzen vermag:

„Das menschliche Ei behält auf allen Entwickelungsstufen seine Durchsichtigkeit, so daß man auch am überlebenden Objekt alle anatomischen Einzelheiten auf das genaueste erkennen kann. Der Dotter, s. Fig. 134, ist in 2 Schichten gesondert. In der inneren (centralen) Schicht liegt vornehmlich das Deutoplasma; es veranlaßt hier im Gegensatze zu den meisten Säugetiereiern, nur eine geringfügige Trübung, da es teils aus mattglänzenden, teils aus stark lichtbrechenden Krümelchen gröberer und feinerer Natur besteht; doch kann man eine so deutliche Abgrenzung der einzelnen Dotterelemente, wie dies bei vielen Säugetieren und niederen Vertebraten der Fall ist, nicht erkennen. Die äußere Schicht, die Randzone des Ooplasmas ist weit feinkörniger und durchsichtiger und schließt das Keimbläschen samt dessen großen Keimflecke ein (s. Fig. 134 und 135). Die Zona pellucida ist auffallend breit, s. Fig. 76, fein radiär gestreift und bei Eiern in nahezu völliger Ausbildung vom Dotter durch einen schmalen perivitellinen Spaltraum getrennt (vgl. darüber w. u.). Die menschlichen ohne Läsion aus den Ovarialfollikeln ausgetretenen

Eier zeigen stets ein mehrschichtiges Epithel, Corona radiata (Bischoff). Das Durchschnittsmaß solcher Oocyten (fertiger Eier) ist 0,17 mm.“

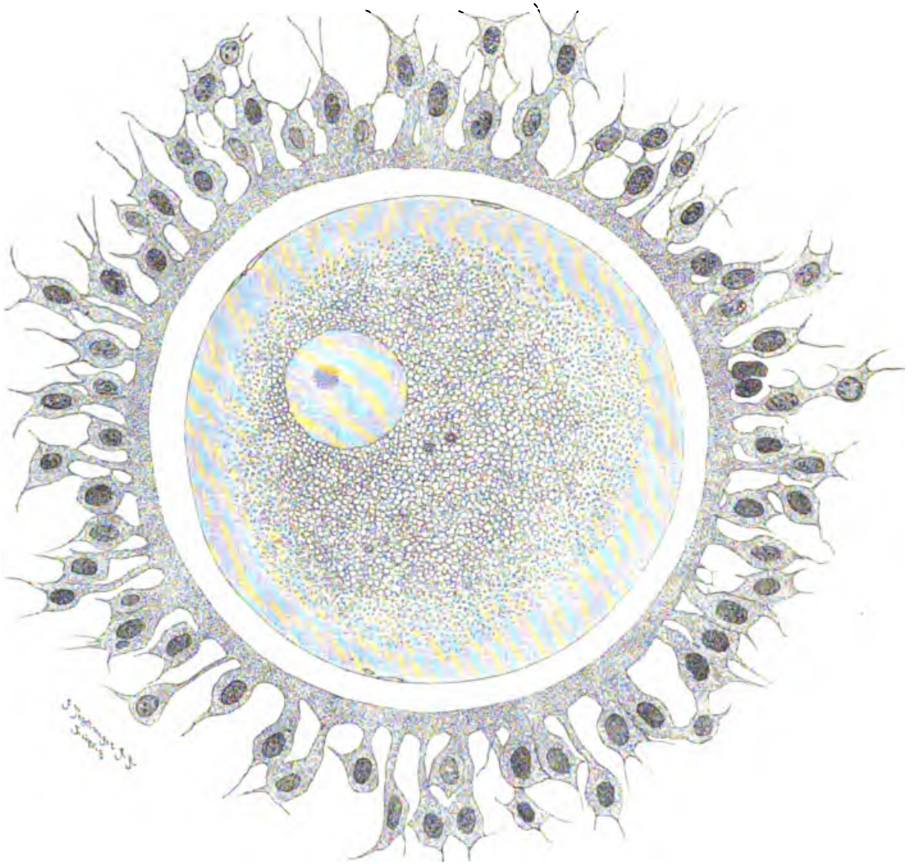


Fig. 134. Nahezu reifes Ei vom Menschen (ausgewachsene Oocyte), frisch dem noch lebenswarmen Eierstocke entnommen. Außen das Epithel mit der hellen Zona pellucida, darunter eine breite Schicht dotterarmen Ooplasmas, in der Mitte das dotterreiche Ooplasma. Links oben Keimbläschen mit Keimfleck. Einige subzonale Kerne. Frl. E. Magen del. 500 : 1.

Dieser übersichtlichen Schilderung fügen wir nun noch einige Angaben zur Erläuterung und eingehenderen Darstellung hinzu.

Eiepithel. Das von W. Nagel (490) abgebildete Ei, welches ich selbst mit Nagel stundenlang unter dem Mikroskope beobachtet habe, zeigte die Corona radiata genau so, wie sie in der Abbildung Nagel's (Taf. XX, Fig. 5) wiedergegeben ist, mit 3—4 Schichten, deren tiefste in sehr regelmäßiger Weise radiär zur Zona sich stellte. An dem Ei der Fig. 76 hier waren nicht so viele Schichten erhalten; an einigen Stellen sieht man 2 Lagen, meist nur eine; nur an einem kleinen Bezirke (rechts) sind mehrere Zellen aufeinander gehäuft; doch ist es kaum zu bestimmen, ob dies eine natürliche Lagerung ist. Das Eiepithel in Fig. 134 ist halbschematisch, wie es an einem Eisenhämatoxylin-Präparate

erscheint, wiedergegeben. In Fig. 135, einer weit jüngeren Oocyte eines neugeborenen Mädchens, ist noch gar keine Corona radiata gebildet. Bemerkenswert sind die abgeplatteten Kerne, welche hier der Eioberfläche dicht anlagern. Alles dieses spricht für die Ansicht BISCHOFF's (M. 1950), daß eine gut ausgebildete Corona ein Zeichen der nahenden

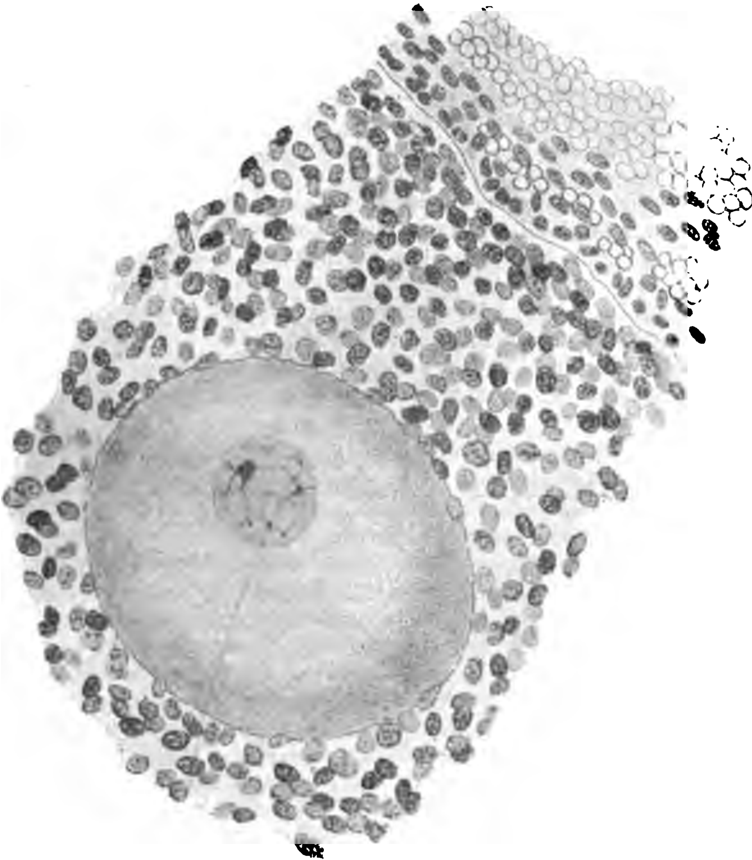


Fig. 135. Ei eines neugeborenen Mädchens in situ inmitten des Discus proligerus. An der Peripherie des Eies ein deutlicher Grenzkontur; darauf liegen abgeflachte Kerne. Oben ein Stück der Follikelwand mit Kernen und roten Blutkörperchen. Gefäßwandungen nicht sichtbar. Nach einem Präparate W. NAGEL's. Frl. E. MAGEN del. Vergr. 500/1.

Reife des Eies sei; denn ich muß auch das von NAGEL (l. c.) abgebildete Ei, seiner besser ausgebildeten Dotterbestandteile halber, für älter als das der Fig. 76, p. 255 erklären.

Daß indessen eine deutliche Corona ein völlig reifes Ei anzeige, wie es wohl BISCHOFF gemeint hat, soll nicht gesagt sein. Es ist hier deshalb auch nur von der „nahenden" Reife gesprochen worden. E. VAN BENEDEN (288) und NAGEL (490) haben sich in diesem Sinne schon gegen BISCHOFF geäußert.

Zona pellucida. Beim Ei des Menschen ist nur eine Eihülle, die Zona pellucida, vorhanden. W. Nagel bildet sie auch an jüngeren Eiern stets als fein radiär gestreift ab, was ich für das von ihm abgebildete nahezu reife Ei einer 30-jährigen Frau (Taf. XX, Fig. 5) auch als richtig anerkennen muß. An dem von mir in Fig. 76 abgebildeten frischen Ei ist die Streifung nicht deutlich wahrzunehmen; an anderen gleicher Entwickelungsstufe habe ich sie indessen auch gesehen. Auch v. Ebner sieht die Streifung an frischen Präparaten nur selten. Den Abbildungen Nagel's zufolge, die größtenteils von erhärteten Eiern entnommen sind, scheint die Streifung an solchen deutlicher zu werden. — Daß sich die Zona in Falten legen kann, ohne zu reißen, habe ich mehrfach beobachtet. Die äußere Fläche der Zona zum Eiepithel hin ist stets uneben. Wenn es in der Abbildung Fig. 76 den Anschein hat, als ob Fortsätze der Zellen des Eiepithels tief in die Zona eingedrungen wären, so ist das in diesem besonderen Falle, soweit das am betreffenden Präparate zur Entscheidung zu bringen war, augenscheinlich nur darauf zurückzuführen, daß wir hier eine Flächenansicht des Eies, welches mit seinem Aequator eingestellt ist, vor uns haben. Fortsätze von Zellen, welche über oder unter der gerade eingestellten Ebene liegen, können sich dann leicht so ausnehmen, als steckten sie in der Zona selbst. Daß aber letzteres thatsächlich vorkommt, wurde bereits p. 290 anerkannt. Die Zona ist elastisch, wasserreich, quellungsfähig, nicht doppelbrechend (v. Ebner l. c.).

Perivitelliner Raum. Der von W. Nagel abgebildete und als konstant bei menschlichen Eiern, deren Zona einigermaßen ausgebildet ist, angenommene schmale perivitelline Spaltraum, s. p 254 ist in neuerer Zeit, insbesondere von v. Ebner (350), bei Eiern dieses Stadiums bestritten worden. Daß er in der mehrfach citierten von Nagel beschriebenen und abgebildeten großen Oocyte einer 30-jährigen Frau vorhanden war, davon habe ich mich selbst überzeugen können. Dagegen habe ich ihn an den für die Darstellung dieses Kapitels neu und in frischem Zustande untersuchten menschlichen Eiern, wie unter anderem in den der Figg. 76 u. 134 zu Grunde liegenden, nicht sehen können. Diese Eier waren aber alle augenscheinlich auch noch weniger ausgebildet, als das eben angezogene Ei der Nagel'schen Tafel XX (490). v. Ebner giebt indessen selbst zu, daß sich ein perivitelliner Spaltraum zur Zeit der Ausstoßung der Richtungskörper und bei der Befruchtung bilde. Er sagt nicht, ob er dies beim Menschen oder bei Säugetieren beobachtet hat; ich darf aber wohl annehmen bei letzteren; beim Menschen könnte sich ein solcher Spaltraum auch etwas früher zeigen, und es bildete dann Nagel's Angabe, wenigstens für das frisch beobachtete Ei seiner Fig. 5, Taf. XX, l. c., welches ich für ein dicht vor der Reifung stehendes halte, keinen Gegensatz. An den erhärteten Präparaten Nagel's dürfte indessen der als perivitelliner Spaltraum gedeutete subzonale Raum auf die Härtung zurückzuführen sein.

Dem Spaltraum schreibt Nagel deshalb eine solche Bedeutung zu, weil er eine Drehung des Ooplasmas mitsamt dem Keimbläschen innerhalb der Zona ermögliche und es auf diese Weise verständlich werde, daß auch bei den menschlichen (und Säugetier-) Eiern das Keimbläschen im frischen freiliegenden Ei immer nach oben dem Beschauer zugewendet liege. Ich stimme hier v. Ebner bei, daß diese Thatsache sich ebenso leicht dadurch erklären lasse, daß das specifisch leichtere Keimbläschen in dem nahezu flüssigen Ooplasma nach aufwärts steige.

Ooplasma. Dicht unterhalb der Zona findet sich eine sehr schmale, feinpunktiert erscheinende Substanz, die „feinkörnige Dotterrinde“ v. EBNER's („Ooplasmarinde“ würde ich vorziehen zu sagen), die ich gleichfalls stets deutlich wahrnehmen konnte; darauf folgt eine breitere hellere Ooplasmazone, in welcher bei den nahezu reifen Eiern das Keimbläschen lagert, und dann die centrale dunklere Ooplasmamasse. Es wurde erwähnt, daß die hier eingelagerten Deutoplasmamassen viel blasser, kleiner und weniger scharf begrenzt sind als bei denjenigen Säugetiereiern, die am meisten untersucht zu werden pflegen, das sind die Eier unserer Hausnager und Zuchttiere. Daß es aber auch ähnliche dotterarme Säugetiereier, wie es das menschliche Ei ist, geben dürfte, ist wohl nicht abzulehnen. Wir erwähnten dies bereits nach E. VAN BENEDEN bei einer Fledermausart. Erwähnt wurden ferner, s. Fig. 76 und p. 256, die subzonalen Kerne. Nicht gar selten sah ich regelmäßige Bröckel und bräunliche Körper im Ooplasma, über deren Natur ich nichts aussagen kann. Von größeren scholligen Dotterkörpern berichten v. KÖLLIKER und v. EBNER. NAGEL beschreibt, l. c. Taf. XXI, Fig. 7, zwei solcher Bröckel in einem menschlichen Ei, welche er für Richtungskörperreste halten möchte. Mir scheint diese Deutung angesichts des in derselben Eizelle abgebildeten völlig unveränderten Keimbläschens nicht zulässig.

Keimbläschen und Keimfleck. Dem früher im allgemeinen Gesagten (p. 259 ff.) braucht für das Ovulum humanum nichts mehr hinzugefügt zu werden. Hervorheben wollen wir nur noch einmal, daß die Vesicula germinativa samt Keimfleck des menschlichen Eies verhältnismäßig groß ist und in dem lichten Ooplasma meist sehr schön und deutlich hervortritt.

In Fig. 135 habe ich noch eine jüngere menschliche Oocyte von einem neugeborenen Mädchen inmitten ihres Discus proligerus abbilden lassen. Man sieht hier noch nichts von einer Zona pellucida. Zwar findet sich am Ooplasma ein deutlicher, fast wie eine Dotterhaut sich ausnehmender Grenzkontur, ob das aber eine solche Haut oder die erste Spur einer Zona ist, kann nicht entschieden werden. Das Ooplasma erscheint noch fast rein protoplasmatisch.

3. Eier der Evertebraten.

Ueber die allgemein bedeutsamen Teile der Eier der Wirbellosen ist bereits im Vorhergehenden an vielen Stellen das Wesentlichste mitgeteilt worden.

P. 222 besprachen wir nach BOVERI die Abstammung der Geschlechtszellen bei Ascaris, p. 228 die Bildung von Laich und Cocons bei Wirbellosen, p. 231 findet sich eine kurze chemische Notiz. P. 233 ff. sind die Ureier der Cölenteraten und Poriferen (mit Abbildungen) dargestellt, p. 243 die Eier von Dipteren, Abbildung Fig. 77. Ueber Färbung der Eier von Patella und Teuthis liegt ebendaselbst eine Angabe vor; p. 244 über dotterarme Eier Wirbelloser. Dotterkörper bei Insekteneiern wurden p. 249 erwähnt; das Endoplasma und Exoplasma bei Cölenteraten und Lingula anatina p. 254, das Chlorophyll, die Nährzellen und Pseudozellen vom Hydra-Ei p. 256. Die Einteilung der Eier der Wirbellosen nach ihrem Dottergehalt wurde p. 257 gegeben. Das Keimbläschen findet sich abgehandelt p. 260, der Keimfleck p. 264, 265, 267 und 269, der Dotterkern, insbe-

sondere bei Spinnen, p. 271 ff. mit den Figg. 96, 97 und 98 von Tegeneria, der Sphärenapparat p. 279 ff. und endlich die Nebenkörper Wirbelloser p. 284.

Da wir ferner in dem jüngst erschienenen allgemeinen Teile des KORSCHELT-HEIDER'schen Werkes (666a) eine sehr eingehende Schilderung der Eier der Wirbellosen erhalten haben, so sind an dieser Stelle nur noch wenige, das Gesamtverhalten dieser Eier in den einzelnen Klassen betreffende Bemerkungen hinzuzufügen.

Die Eier der Wirbellosen sind, wenn auch als „Zellen" groß, so doch als „Eier" im allgemeinen klein; die größten, etwa vom Umfange einer Haselnuß (die Kapselbildungen eingerechnet), finden sich bei den Cephalopoden (Sepia, Eledone). Ihre Form ist sphärisch, oder walzenförmig, auch stumpfspindlig (Sepia), oder eine kleinere regelmäßigere Spindelform (Echinorhynchus). Die nackten Eier der Cölenteraten und Poriferen zeigen amöboide Bewegungen mit sehr wechselnder Form, insbesondere bei Hydra. S. Fig. 59 u. 136.

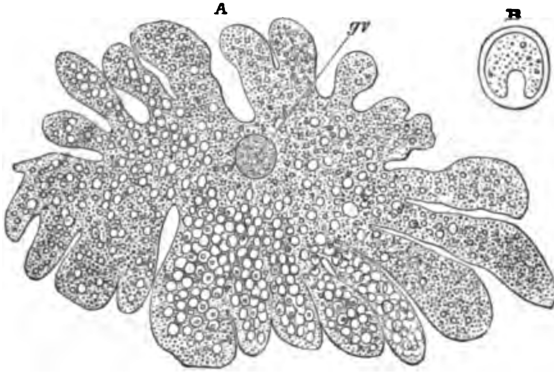


Fig. 136. A Ei von Hydra viridis weiter entwickelt. Die Einschlüsse stellen nach KLEINENBERG teils Pseudozellen (s. p. 256), teils Chlorophyll, teils Dotterkörper dar; die letzteren zerfallen alsbald in feine Granula. Das Ei selbst befindet sich im amöboiden Zustande. *gv* das Keimbläschen. Ein Keimfleck war nach der Angabe KLEINENBERG's vorhanden, tritt aber in der Figur nicht hervor. B Pseudozelle. Nach KLEINENBERG (M. 1328, Taf. II, Fig. 10).

Die Farbe ist gewöhnlich weißlich — man vergleiche die allgemein bekannten Eier der oviparen Dipteren, insbesondere der Fliegenarten — Stubenfliege, Schmeißfliege (Musca vomitoria) — aber es kommen auch Eier in allerlei Farben vor: bräunlich (Plattwürmer), gelblich (Lingula anatina), schwarz (Sepia), bläulich Theutisarten (s. p. 243).

Nackte Eier wechseln ab mit anderen, die mit harten Schalen und Kapseln versehen sind; bei den letzteren trifft man Mikropylenapparate von oft sehr verwickelter und zierlich gezeichneter Ausbildung (Insekten). Von den nackt bleibenden Eizellen erscheinen manche in recht ansehnlicher Größe mit großem klaren Keimbläschen und Keimfleck; auch nutritive Einschlüsse, wie Dotterkörper u. a., können sich in diesen Eiern in erheblichen Mengen ausbilden (s. Fig. 136).

Reich an Dotterkörpern sind insbesondere die Eier der meisten Arthropoden und vor allem die der Cephalopoden (s. w. u.).

Die Eihüllen der Wirbellosen sind sehr mannigfaltig strukturiert, folgen aber den vorhin im allgemeinen dargestellten Entwickelungswegen. Wir haben Eier mit einfacher zarter Dotterhaut, dann solche mit einer dicken Zona radiata (Holothurien), dann solche mit echten, vom Follikelepithel abzuleitenden Chorion (Insekten, Ce-

phalopoden); hierzu kann noch eine echte Dotterhaut vorhanden sein (Insekten) oder sie kann fehlen (Cephalopoden). Endlich kommen nun noch bei vielen tertiäre Eihüllen vor, die von den ableitenden Wegen und auch von besonderen Drüsen, z. B. den Nidamentaldrüsen bei den Cephalopoden gebildet werden. Vielfach sind sie mit allerlei Anhängen, Haken, Stacheln, Buckeln u. a., zur Befestigung versehen; in anderen Fällen werden sie durch eine Klebegallerte befestigt, oder sind durch solche zu einem Laich vereinigt. Von diesen und von den Coconbildungen war schon die Rede (p. 228).

Einzelne Eier (Distomen, Tänien) zeigen an einem Pole einen abhebbaren (?) Deckel.

Mancher interessanter Eigentümlichkeiten halber sollen die Eier der Ascidien und der Cephalopoden noch besonders besprochen werden.

Die Eier der Ascidien zeigen an der Innenseite der sie umschließenden Eihülle eine Schicht epithelioider Zellen, zwischen Hülle und Ooplasma, die v. Kupffer in der (irrigen) Annahme, daß daraus der „Mantel" (Testa) der Ascidien hervorginge, mit dem Namen Testazellen belegt hat.

Die reifen Eier von Ascidia canina lassen, sobald sie frei werden, das anhaftende Follikelepithel — dieses wäre der Corona radiata der Säugetiereier zu vergleichen — zu sehr regelmäßig angeordneten, papillenähnlichen Zöttchen auswachsen, und zwar wächst jede Zelle zu einem solchen zottenförmigen Gebilde heran. Diese Zottenzellen haben ein schaumiges Aussehen (Schaumzellen); ihr Kern bleibt als dunklerer kugeliger Körper erhalten (s. Fig. 137). Eine äußere Lage des Follikelepithels bleibt im Follikel zurück und kann sich zu einer Art Corpus luteum, (s. später) ausbilden. Nach innen von dem Zottenepithel liegt (als dunkle Linie in der Figur) eine Membran, das Chorion; an dessen Innenfläche findet sich die einschichtige Lage der Testazellen; darauf folgt die (hell gehaltene) Gallertschicht, dann das Ooplasma der Eizelle, deren Kern in den Eiern dieses Stadiums wegen der dunklen Beschaffenheit des Ooplasmas nur schwer sichtbar ist; in Fig. 137 ist er gar nicht zu erkennen. Eine Dotterhaut giebt es nicht.

Ueber die Genese der Testazellen ist viel Streit geführt worden.

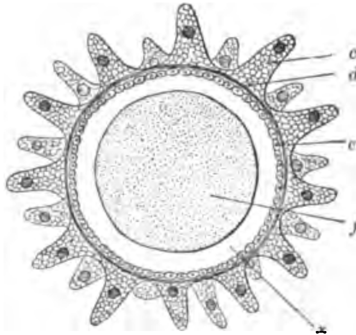


Fig. 137. Reifes Ei aus dem Ovidukt von Ascidia canina. *c* Follikelzellen (Schaumzellen). *d* Chorion. *e* Testazellen. *f* Ooplasma. *x* Gallertschicht. Nach v. Kupffer, Arch. mikrosk. Anat., Bd. VI, p. 115, Taf. VIII, Fig. 4. (Die Fig. 137 ist der Fig. 182 von Korschelt-Heider [666a] nachgedruckt; sie stellt aber keine getreue Kopie der v. Kupffer'schen Originalfigur dar, die nicht als Durchschnittsbild, sondern als Flächenbild gezeichnet ist, so daß man den hellen Raum *x* noch ganz wie mit Zellen austapeziert sieht.)

Korschelt und Heider sprechen sich für die Ansicht, der auch die Mehrzahl der neueren Forscher huldigt, aus, daß die Testazellen Abkömmlinge des Follikelepithels sind, die zum Ooplasma hin verschoben werden, teilweise in dasselbe hineindringen und sich dort auflösen, teilweise aber eine vollständige zweite Zellenschicht zwischen dem ursprünglichen Follikelepithel und dem Ooplasma bilden. Sind die Testazellen in hinreichender Menge entwickelt, dann erst entsteht zwischen ihnen

und dem Follikelepithel die Membran *d* (Fig. 137), die also nur ein Produkt von Follikelepithelzellen — oder, was dasselbe sagen würde, der Testazellen — sein kann, sonach mit dem Namen „Chorion“ bedacht werden muß. Wahrscheinlich bilden, wie ich meine, die Testazellen die Gallertschicht und dienen auch sonst zur Ernährung des Eies. Ist dem so, dann stellen die Testazellen der Ascidieneier nur einen speziellen, ganz besonders ausgebildeten Fall eines, wie es scheint, allgemeinen Vorkommnisses bei der follikulären Eibildung dar. Vgl. das über die Befunde von Kohlbrugge und Wetzel p. 256 und 269 Gesagte.

Außer durch ihre Größe, Färbung, Laich- und Kapselbildung fallen die Cephalopodeneier durch ihren Dotterreichtum auf, der sie zu echten meroblastischen Eiern stempelt, wie insbesondere v. Kölliker 1844 in seiner ausgezeichneten Arbeit (M. 1332) gezeigt hat. Bei keiner anderen Eiart ergiebt sich eine so scharfe Trennung zwischen dem sich furchenden Keime und dem dotterhaltigen Ooplasma. Die Gattung Argonauta scheint mit Eiern von 1,3 mm die kleinsten, Eledone mit Eiern von 15 mm und darüber die größten Eier dieser merkwürdigen Tierklasse zu haben. Bei den Oktopoden fehlen die äußeren Kapsel- oder Gallertmassen; hier besitzen die Eier nur ein Chorion. Dieses ist mit einer klar ausgebildeten, unmittelbar über dem zu ihr gewendeten Keime mündenden Mikropyle versehen. Vom Keime geht ein dünner Protoplasmamantel rings um das ganze Ei; zwischen diesem und dem Chorion liegt eine ansehnliche Menge einer hellen, eiweißhaltigen Flüssigkeit. Diese Verhältnisse erinnern an den Bau der Teleostiereier. Der Dotter der Cephalopodeneier hat eine feinkörnige Beschaffenheit.

Als besonders bemerkenswert muß beim Cephalopodenei dessen sicher ausgesprochene polare und bilaterale Differenzierung hervorgehoben werden; wir kommen darauf später zurück.

In einzelnen Fällen stellt der Cephalopodenlaich sehr bedeutende Massen dar. So fischte Grenacher, wie ich aus Korschelt-Heider entlehne, bei den Kapverdischen Inseln eine wahrscheinlich einer Teuthiden-Art angehörige Laichmasse auf von 75 cm Länge und 15 cm Breite, in der die Eier zu Tausenden eingebettet lagen. Unter den Teuthiden kommen allerdings Exemplare, insbesondere der Gattung Architeuthis vor von mehreren Metern Körper- und bis zu 10 bis 11 m Fangarmlänge, so daß solche große Laichmassen wohl erklärbar sind.

Auf einige andere Verhältnisse, insbesondere auf die zusammengesetzten Eier der Plathelminthen mit Eizellen und Dotterzellen kommen wir bei den Abschnitten „Klassifikation“ und „Oogenese“ zurück.

4. Eier der Pflanzen.

Bei den niederen Pflanzen mit sexueller Fortpflanzung, wie wir unter den Kryptogamen zahlreiche Beispiele haben, sind häufig die kopulierenden Zellen einander gleich und sind im Bau einfachen Zellen ähnlich, so bei dem jüngst von Juel (Ueber Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei Dipodascus; Flora, Allgemeine botanische Zeitung, Ergänzungsband, 1902) bearbeiteten, in Pflanzensäften vegetierenden Fadenpilze, Dipodascus. Zwei Zellen, je mit 10—12 Kernen, erweisen sich als Geschlechtszellen, können jedoch noch nicht als ♀ oder ♂ unterschieden werden. Bei der Kopulation sieht man von der einen Zelle, dem Pollinod, die Kerne in die andere, das Karpogon, hinüberwandern; das Pollinod ist die Samenzelle, das Karpogon die Eizelle.

Nach der so vollzogenen Befruchtung entwickelt sich das Karpogon weiter, wächst stark und liefert die jungen Sporen, während das Pollinod nicht an Größe zunimmt.

Bis zu den höchsten Pflanzen hinauf erscheint durchweg das Ei unter der Form einer einfachen Zelle, der Eizelle, entweder nackt oder doch nur mit feiner Hülle, Kern, Kernkörper und Protoplasma. Unsicher ist noch das Vorkommen von Sphärenapparaten.

Die insbesondere auf GUIGNARD's frühere Untersuchungen (bei Lilium Martagon) zurückzuführenden Angaben von Centrosomen- und Centriolen-ähnlichen Körpern in den Eizellen der Pflanzen haben durch die neueren Forschungen keine Bestätigung erfahren. Erst nach der Befruchtung treten an den Spindelpolen der ersten Teilungsfigur sehr kleine Centralkörperchen auf, die man als Centriolen ansehen darf. Woher sie stammen, ist noch nicht aufgeklärt. In der unbefruchteten Eizelle fehlen sie; ob sie mit dem Spermium eingeführt werden, geht aus den vorhandenen Angaben bis jetzt nicht hervor. Daß indessen an den Pflanzenspermien Centralkörperchen ähnliche Bildungen (Blepharoplasten) vorkommen, haben wir p. 202 ff. gesehen. In den Gewebszellen der niederen Pflanzen fehlen Centralkörperchen nicht. Vgl. STRASBURGER, NOLL etc., Lehrbuch der Botanik, 5. Aufl., 1902, p. 50, ferner STRASBURGER, Botanisches Praktikum, 4. Aufl., 1902, p. 609, dann P. B. FARMER und WILLIAMS (638d), STRASBURGER (708 III) und GUIGNARD (650a).

Die Befruchtung geschieht, wie wir sahen (p. 148), bei den Pflanzen entweder durch Spermien, oder in Schläuche auswachsende Pollenzellen, indem diese mit der Eizelle kopulieren.

Die zarten, an sich nicht geschützten Eizellen der Phanerogamen liegen von verschiedenen Hüllen (Embryosack mit Endospermgewebe und Archegonium, Nucellus und Integumente) eingeschlossen und bilden mit diesen Hüllen zusammen die Samenanlage. Die Eizelle selbst wird unmittelbar vom Archegonium, einer schlauch- oder sackförmigen zelligen Hülle, umgeben. Die Integumente lassen am oberen Ende der Anlage eine kleine Oeffnung, die Mikropyle, frei, durch welche der Pollenschlauch bis zum Nucellus und Endosperm, dann durch den „Halskanal" des Archegonium zur Eizelle selbst vordringt.

Nach der Befruchtung entwickelt sich durch einen Furchungsprozeß die Eizelle zum Keim und die Samenanlage zum Samen. Nährmassen, die man dem Dotter und den Eiweißhüllen der tierischen Eier vergleichen könnte, sind selten in nennenswertem Maße in der Eizelle selbst aufgespeichert — und darin liegt ein bemerkenswerter Unterschied zwischen der tierischen und pflanzlichen Eizelle — wohl aber können sie in den Zellen des Keimes sich ansammeln und insbesondere in den Hüllen der Samenanlage, wo bei vielen Samen ein besonderes Nährgewebe, entweder aus dem Nucellus oder dem Endospermgewebe sich bildet.

Ich füge hinzu, daß vom „Samen" die „Frucht" wohl unterschieden werden muß, die nach der Befruchtung aus anderen, den Samen tragenden und einhüllenden Blütenteilen entsteht.

Der Name „Ei" wird bei Pflanzen nur für die nackte „Eizelle" verwendet, nicht auch für die mit ihren oben genannten Hüllen versehene Eizelle, wie dies bei den Tieren üblich ist. Für die Pflanzeneizelle zu-

sammen mit ihren Hüllen bestanden ja seit langem die Bezeichnungen „Samen“ und auch „Frucht“, ehe man die Eizelle selbst kannte.

Auf einige andere, erst in der neuesten Zeit ermittelte merkwürdige Dinge, wie die Unterschiede zwischen Geschlechtszellen und Körperzellen bei den Pflanzen, auf die Bedeutung der sogenannten Synergiden als abortiver Eizellen, sowie auf die Doppelbefruchtung soll später (Oogenese) eingegangen werden.

Einen Vergleich zwischen den Geschlechtszellen der Tiere und Pflanzen hat V. HAECKER unternommen (652, 653, p. 136 ff.). Hier findet sich auch die neuere Litteratur [1]).

5. Prospektive Eistruktur.

Ohne uns hier in eine Diskussion über die verschiedenen Theorieen des Wesens der Entwickelung, ob Präformation oder Epigenesis, ob organbildende Keimbezirke, ob Isotropie des Eies, einzulassen, ohne ferner die WEISMANN'sche „Determinantenlehre“ und ROUX' „Mosaiktheorie“ sowie O. HERTWIG's „Biogenesis“ zu erörtern — man wolle darüber O. HERTWIG's Einleitungskapitel dieses Handbuches vergleichen — müssen wir doch diejenigen Thatsachen hervorheben, welche zweifellos zeigen, daß in der Eizelle eine bestimmte Struktur vorhanden sein muß, welche den Entwickelungsgang. sobald er einmal ausgelöst ist, in seinem Wege und Ziele wesentlich mitbestimmt. Wir wollen diese Struktur in Anlehnung an DRIESCH die prospektive Eistruktnr nennen; auch der Name „Eistruktur“ schlechtweg wird hierfür verwendet.

Wenn wir hier der Eizelle eine solche Struktur vindizieren, so werden wir hauptsächlich darauf geführt durch den Umstand, daß die Furchungszellen und damit der Leib der jungen Embryonen ihr Material unmittelbar zunächst aus der Eizelle nehmen, ferner dadurch, daß wir viele parthenogenetisch sich entwickelnde Eier haben, bei denen ein Einfluß des Spermium ausgeschlossen ist. Indessen ist wohl zu bedenken, daß der prospektiven Eistruktur nicht alles zugewiesen werden kann, wie ja die Vererbung ganz sinnfälliger väterlicher Eigenschaften erweist. Ist es jetzt doch unbestritten, daß O. HERTWIG's Lehre, die Erbmasse für die jungen Embryonen müsse in den beiderlei Kernsubstanzen gesucht werden, im wesentlichen zutrifft. Daß aber durch die Einführung väterlicher Erbmasse auch der Entwickelungsgang der Eizelle beeinflußt werden muß, ist klar. Vgl. hierüber besonders BOVERI's neueste Mitteilungen (622g). Diese Anerkenntnis thut jedoch der Annahme einer prospektiven Eistruktur keinen Eintrag.

Als sicher erwiesene Eistrukturen können wir folgende aufführen: die Polarität, die Symmetrie, und für manche Eier eine bestimmte topographische Anordnung der Organanlagen, die „organbildenden Keimbezirke“ von HIS. Hierher gehören ferner meines Erachtens die Fälle, in denen gewisse Eiformen, die auch äußerlich bereits ausgezeichnet sind, nur Embryonen eines bestimmten Geschlechtes entwickeln, entweder männliche oder weibliche.

Unter der Polarität der Eier verstehen wir eine derartige Anordnung der Eizellenbestandteile, daß an zwei entgegengesetzten Enden

1) Für einige hier benutzte Litteraturnachweise bin ich Herrn Professor Dr. E. ZACHARIAS sehr dankbar.

„Polen“, des Ovulum sich für die Entwickelung verschiedenwertige Bestandteile anhäufen, und damit eine Hauptachse des Eies erzeugt wird. An dem einen Pole, dem „animalen“, finden wir dann vorzugsweise das protoplasmatische Material, den Keim mit dem Keimbläschen, an dem anderen, dem „vegetativen“, das deutoplasmatische (s. p. 256 ff.).

Jüngst hat Boveri (386a) die bereits von Selenka und Driesch (citiert nach Boveri) nachgewiesene Polarität des Seeigeleies (Ei von Strongylocentrotus lividus) genau dargelegt und eingehend behandelt. Das Ei von Strongylocentrotus lividus hat in der Nähe des einen Poles, des vegetativen, einen Pigmentring, dessen breiter Rand ziemlich mit einem größten Kreise des kugeligen Eies zusammenfällt und daher annähernd eine Eihälfte als helles Stück über sich hinausragen hat, während an der engeren Ringseite nur ein kleines, kuppenförmiges, helles Segment außerhalb des Ringes sichtbar wird. Durch den Ring wird eine Achse bestimmt, diese ist die Eiachse. Im größeren Segmente liegt das Keimbläschen, jedoch excentrisch zur Achse; an dem einen Ende derselben findet sich in der Gallerthülle des Eies ein einer Mikropyle vergleichbarer Kanal, der Gallertkanal, durch den die Richtungskörper ausgestoßen werden und durch den gewöhnlich auch das befruchtende Spermium eintritt. Hier ist, wie die weitere Entwickelung zeigt, der animale Pol zu suchen.

Längs der Achse zeigt das Strongylocentrotus-Ei nun eine sehr merkwürdige Schichtungsstruktur, insofern eine erste Zone, das ist die kleinere, vegetative, unpigmentierte Kuppe, das primäre Mesenchym und somit das Larvenskelet liefert, die Pigmentringzone den Darm und dessen Abkömmlinge, die größere unpigmentierte animale Eihälfte den Ektoblasten nebst Zubehör. Beachtenswert ist, daß diese Polarität und Schichtungsstruktur schon in den Oocyten erster Ordnung auftritt.

Selenka fand bereits, daß während der Oogenese die Echinideneier mit einem Ende an der Ovarialwand wie mit einem sich länger und länger ausziehenden Stiele haften bleiben, während sie in das Ovariallumen mit dem dickeren Ende vorragen. An dem Stielende bildet sich nun höchst wahrscheinlich der Gallertkanal; so kann denn die Polarität des Seeigeleies mit seiner Entwickelungsweise in Verbindung gebracht werden.

Zu den polar differenzierten Eiern zählen die anisolecithalen Eier (s. p. 257), wie das Froschei, das Neunaugenei und viele andere.

Von nicht geringerer Bedeutung als die Polarität ist die bilaterale Symmetrie, die sich an vielen Eiern nachweisen läßt, so an den Insekten- und Cephalopodeneiern (Watase, M. 3257, und Studies from Biol. Laboratory John Hopkins Univers. Baltimore, 1888, Vol. VI). Aber auch bei Wirbeltieren, Amphibien, Vögeln (Kölliker beim Huhn), Torpedo (Sobotta) ist dies der Fall, wie sich aus der Anordnung der ersten Blastomeren sofort ergiebt. Bei Rana fällt in der Regel, wie Newport, Pflüger und Roux experimentell feststellten und O. Schultze (547) an Schnittreihen bestätigte, die erste Furche beim Segmentationsprozesse des Eies in die Medianebene. Auch ist, wie Van Bambeke zeigte, beim Amphibienei

der Weg, den das befruchtende Spermium im Ei nimmt, immer derselbe; er kann an einer sich bildenden Pigmentierung (Pigmentstraße) erkannt werden, so daß auch für diesen Vorgang eine besondere reguläre Organisation des Eies vorhanden sein muß. Experimentell hat allerdings ROUX nachgewiesen, daß die Spermien auch gezwungen werden können, andere Wege einzuschlagen (lokalisierte Befruchtung).

E. VAN BENEDEN war einer der ersten, welcher, und zwar im besonderen für das Ascaris-Ei, die Polarität sowohl, als die bilaterale Symmetrie genauer untersucht hat; ich verweise hier auf sein unter No. 616a citiertes grundlegendes Werk, vgl. insbesondere p. 352. Ich möchte mich der schon von VAN BENEDEN ausgesprochenen Meinung anschließen, daß wahrscheinlich sämtliche Eier eine polare und bilateral-symmetrische Struktur besitzen, letztere wenigstens für die bilateral-symmetrischen Geschöpfe.

Ob nun die bilateral-symmetrische Struktur des unbefruchteten Eies allein ausreicht, um dem sich entwickelnden Embryo seine bilaterale Symmetrie zu geben, oder ob noch äußere Kräfte, wie insbesondere die Schwerkraft, dabei mitwirken müssen, das ist ein in den letzten Jahren insbesondere von ROUX auf der einen und SCHULTZE auf der anderen Seite lebhaft diskutiertes Problem geworden, zu welchem O. HERTWIG und BORN eine vermittelnde Stellung einnehmen; ich verweise zu einer Orientierung über den jetzigen Stand der Frage auf die jüngst erschienene Arbeit M. MOSZKOWSKI's (488b), woselbst die neuere Litteratur vollständig gegeben ist, insbesondere die für diese Frage wichtigen Arbeiten von BORN, O. HERTWIG, KATHARINER, FR. KOPSCH, MORGAN und TSUDA, PFLÜGER, ROUX und O. SCHULTZE.

MOSZKOWSKI selbst kommt zu der Ansicht, daß die Schwerkraft allein dem Amphibien-Eie die kurz nach der Befruchtung auftretende Symmetrieebene schaffe und damit die künftige Medianebene des Embryo bestimme; die Substanz des Amphibieneies sei unbedingt isotrop und seine Entwickelung eine rein epigenetische. Innerhalb des Mutterkörpers befinden sich die Eier in einer Zwangslage (ROUX) und kann dort der Einfluß der Schwerkraft nicht hervortreten. S. hierzu indessen das Kapitel „Befruchtung“.

An anderen Eiern, z. B. bei Musca, sind, wie insbesondere HENKING (M. 3397 und Zeitschrift für wiss. Zool., Bd. 46, 1888) und BLOCHMANN (M. 1952) gezeigt haben, noch weitere Anlagen prospektivisch festzulegen. Wir sehen in Fig. 77 p. 258 ein Ei von Musca im wesentlichen nach den Befunden der eben Genannten. Als vorderer Pol des länglichen Eies wird derjenige bezeichnet, welcher bei seiner Lage in der Eiröhre des Muttertieres gegen dessen Kopfende hin gewendet ist. Hier — bei *m* in der Figur — befindet sich zumeist die Mikropyle, und stets bildet sich hier das Kopfende (orales Ende) des künftigen Embryo, das aborale Ende am entgegengesetzten Pole. Ferner legt sich an der mehr konvexen Fläche des Eies die Ventralseite des Embryo mit dem „Keimstreifen“ an, an der mehr planen (*bl* u. *d* in der Figur) die Rückenpartie. Aehnliche Unterscheidungen konnte WATASE (l. c.) beim Cephalopoden-Eie machen.

Noch weiter gehende Differenzierungen im Sinne organbildender Keimbezirke sind bei manchen Gasteropoden, Ilyanassa z. B., ferner bei Myzostoma und bei den Ktenophoren nachzuweisen. (CRAMP-

TON (333c), DRIESCH (349 und 349a), CHUN (326a), DRIESCH und MORGAN (349b, c u. d), FISCHEL (364a), ROUX (532a u. b) und H. E. ZIEGLER (610a). Ich erinnere auch an die ältere Darstellung des Furchungsprozesses bei den Gasteropoden von BOBRETZKY (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 13, 1877).

Die Nachweise für diese Angaben werden teils so geführt, daß man entweder durch direkte Beobachtung zeigen kann, wie eine Blastomere, die bestimmten Organanlagen den Ursprung giebt, von einer bestimmten Stelle des Eies aus entsteht, oder daß man experimentell darlegt, wie mit der Zerstörung einer solchen Blastomere immer bestimmte Teile eines Embryonalleibes nicht zur Ausbildung gelangen.

Ich glaube hierher auch die Fälle von einer bestimmten geschlechtlichen Charakterisierung gewisser Eizellen ziehen zu dürfen. Weitbekannt seit langem ist die Thatsache, daß unbefruchtete Eier von Hymenopteren, der Bienen z. B., nur Männchen (Drohnen) entwickeln lassen, die befruchteten Eier Weibchen; wir hätten also eine für männliche Entwickelung bestimmte Eistruktur anzunehmen. Besonders bemerkenswert sind aber die Verhältnisse bei den Rotatorien, bei den Aphiden und bei der von KORSCHELT genauer untersuchten Species Dinophilus apatris[1]). Bei letzterer sind Eier verschiedener Größe in einem und demselben Cocon eingeschlossen; aus den kleineren gehen die ebenfalls kleineren Männchen, aus den größeren die Weibchen hervor. Besondere kleine, nur zur Entwickelung von Männchen befähigte Eier liefern neben zwei anderen Formen, sogenannten Winter- (Dauer-) und Sommer-(Subitan-)Eiern, die Rädertiere. Bei den Aphiden kommen gleichfalls verschieden große, zur Entwickelung verschiedener Geschlechter bestimmte Eier vor. Auch bei Phylloxera findet man Aehnliches. Hierbei ist besonders zu bemerken, daß bei Dinophilus beiderlei Eier der Befruchtung bedürfen, daß also hier im Ei das Ausschlaggebende unzweifelhaft zu suchen ist.

Mancherlei Bemerkenswertes über das Verhältnis des Baues der Geschlechtszellen, männlicher wie weiblicher, zur Erzeugung der Geschlechter bringt auch RAUBER in seinem jüngst erschienenen Buche betreffend den „Ueberschuß an Knabengeburten" (692).

Anhangsweise sei bemerkt, daß, wie begreiflich, zwischen der Größe der meroblastischen Eier und der ihrer Keimscheiben eine gewisse Proportionalität besteht; CH. L. EDWARDS (351a) fand dies für Hühnereier.

Die Betrachtungen und Untersuchungen über die Eistruktur sind vor allem auf PFLÜGER's mit Recht hochgehaltene Arbeit über den Einfluß der Schwerkraft auf die Entwickelung des Eies (M. 2342, 2343) zurückzuführen. PFLÜGER selbst kam damals zu der Ansicht von der gleichartigen Struktur des Eies, Isotropie des Eies. Seit dieser Zeit ist die Erforschung der Eistruktur eine der bedeutsamsten Aufgaben der Entwickelungsgeschichte geworden, deren Lösung insbesondere durch CHABRY, DRIESCH, die Brüder HERTWIG, MORGAN, ROUX, WILSON, ZIEGLER u. a. gefördert worden ist. Daß bei einem

1) Die Gattung „Dinophilus" nimmt eine besondere Stellung in der großen Abteilung der Würmer ein; gewisse Verhältnisse erinnern an die Rädertiere, andere stimmen nicht. Im ganzen finden sich Organisationsverhältnisse wie bei den Annelidenlarven.

so weitgreifenden Probleme noch vielfache Meinungsverschiedenheiten bestehen, darf nicht wunder nehmen. Vor allen haben Nägeli (680a) und jüngst K. Rabl (691 I) betont, daß wir die Ursachen für die eigenartige Entwickelung der verschiedenen Arten der Tier- und Pflanzenwelt (Roux' „specifische Ursachen") schon in der Struktur der Eizelle zu suchen haben. Was für die Eizelle gilt, muß nach O. Hertwig's Ausspruch (661) auch für jede genetische Zelle oder jeden genetischen Zellenkomplex (Sporen oder Knospen) angenommen werden. Dies schließt natürlich nicht aus, daß im weiteren Verlaufe der Entwickelung auch der Einfluß äußerer Faktoren mehr und mehr zur Geltung kommt. Wissen wir ja doch, daß sich gewisse Eier in diesen Medien und Temperaturen, andere nur in jenen entwickeln, und sind erst mehrere Zellen durch den Furchungsprozeß entstanden, so muß ja die eine auf die andere einwirken. Boveri, (306a) hat sich dahin ausgesprochen, daß der Einfluß der protoplasmatischen Eistruktur dirigierend hauptsächlich sich auf die ersten Entwickelungsvorgänge beziehen dürfte. Die Struktur des Eiplasmas besorge das rein Promorphologische, gebe die allgemeine Grundform, den Rahmen; alles weitere Specifische werde vom Kern ausgefüllt.

Daß dem Kerne eine bedeutsame Rolle bei der Determinierung der Entwickelungsformen zufalle, haben wir schon vorhin anerkannt. Hier sei weiter ausgeführt, daß, abgesehen von der Thatsache, daß der Kern die Erbmasse im wesentlichen in sich faßt, er hochbedeutend für den Stoffwechsel der Zellen ist (s. insbesondere Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes l. c. p. 270), ebenso für die Regeneration, wie Versuche an einzelligen Tieren, die man in kernlose und kernhaltige Stücke zerschnitt, erweisen. S. insbesondere Gruber, „Ueber künstliche Teilung bei Infusorien", Biol. Centralbl., Bd. IV u. V. Vor allem möchte ich aber auf Boveri's Beobachtungen der Differenzen zwischen den Geschlechtszellen und den Körperzellen bei Ascaris megalocephala (622a) hingewiesen haben, welche wesentlich im Kern gefunden werden. Hierauf wird weiter unten näher eingegangen werden. S. auch das schon p. 222 kurz Berichtete. Weismann (724 u. 725) hat die Ansicht aufgestellt, daß in den Kernchromosomen mehrere selbständige Vererbungsträger (Träger verschiedener sich vererbender Eigenschaften), sogenannte „Isodonten" aufgespeichert seien, so daß jedes Chromosom sämtliche zu vererbende Qualitäten enthalte. Auch Boveri (622g) ist in einer jüngst erschienenen Arbeit zu der Auffassung gekommen, daß die einzelnen Chromosomen verschiedene Qualitäten, die vererbungsfähig seien, hätten; er unterscheidet sich jedoch darin erheblich von Weismann, daß er jedem einzelnen Chromosom verschiedene Qualitäten zuspricht. Wir sehen in diesen Meinungen die Lehre von der prospektiven Eistruktur bereits bis in die einzelnen Kernelemente hineingetragen. Den Kernen aber für das in Rede Stehende eine „Totipotenz" nach der Bezeichnung von Driesch einzuräumen, kann ich mich nicht entschließen.

Wenn man, wie es einige (Doflein, zur Strassen und Ziegler) gethan haben, auch den Centrosomen einen determinierenden Einfluß auf die formgestaltenden Kräfte bei der Entwickelung zusprechen will, so kann man sicherlich dem von vornherein nicht entgegentreten, um so weniger, als die Angaben Morgan's, Mead's u. a., die der Annahme einer höheren Bedeutung der Centralkörperchen entgegenstehen, sowohl

von BOVERI, als insbesondere von MEVES als noch nicht beweisend dargethan sind. Vgl. p. 283. Indessen müssen noch weitere Begründungen abgewartet werden.

Aus der Litteratur über die prospektive Struktur der Eizelle seien außer den genannten Werken noch angeführt: BÜTSCHLI (315b), CRAMPTON (333c), DRIESCH (349—349d), EYCLESHYMER (357a), HEIDER (657a), HERBST (659a), LILLIE (461a), LOEB (463), MORGAN (485b), ROBIN (698), ROUX (699a), SAMASSA (540), OSKAR SCHULTZE (547), WHITMAN (726 I) und WILSON (605 und 726b). — Vor allem ist auf den grundlegenden Bericht von DRIESCH in MERKEL's und BONNET's „Ergebnissen" (349a) aufmerksam zu machen. Die Abhandlungen von DRIESCH (349d), HERBST (659a) und MOSZKOWSKI (l. c.) hat jüngst ROUX im Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. XIII, p. 610—662, und Bd. XIV (c. MOSZKOWSKI) einer eingehenden kritischen Besprechung unterzogen, auf welche noch hingewiesen sein soll. Bezüglich der Stellungnahme ROUX' gegen MOSZKOWSKI ist übrigens KEIBEL's, auf dessen Anregung MOSZKOWSKI's Arbeit unternommen worden war, Antikritik zu vergleichen (Anatom. Anz., Bd. XXI, p. 581, 1902).

6. Varietäten der Eier.

Die zahlreichen, insbesondere bei den Eiern der Vögel, vor allem bei unseren Zuchtvögeln beobachteten Varietäten beziehen sich meist auf die Größe, Form und Färbung. Man unterscheidet nach der Größe Riesen- und Zwergeier; in der Form kommen Varietäten durch kugelige oder cylindrische Gestalten vor, wo wir die gewöhnliche Eiform erwarten sollten. Bei den gefärbten Eiern sind Farbspielarten nach den verschiedensten Richtungen hin zahlreich ausgebildet; wir sind jedoch wissenschaftlich diesen an sich nicht uninteressanten Dingen bislang nicht näher gekommen.

Bemerkenswerter sind die Doppeleier und die Einschlußeier. Ueber diese wie über die Rieseneier sei noch einiges angeführt.

Ungewöhnlich große Eier, Rieseneier, sind, außer bei den Vögeln, jüngst noch bei Ascaris megalocephala von L. SALA (537b), R. ZOJA (727) und ZUR STRASSEN (568b) beschrieben worden. Die Rieseneier bei den Vögeln sind meist Doppeleier oder Einschlußeier. Unter einem Doppelei versteht man ein Ei mit 2 Gelbeiern in einer und derselben Schale: sie haben neben ihrer erheblichen Größe häufig eine walzenförmige Gestalt. Die beiden Gelbeier können entweder nur eine gemeinsame Dotterhaut haben, oder es hat ein jedes seine besondere. In beiden Fällen sind aber das Eiweiß, die Schalenhaut und Kalkschale gemeinsam. Oft ist der eine Dotter kleiner als der andere. Bei getrennten Dotterhäuten können die beiden Gelbeier getrennten Follikeln entstammen; falls sie kurz nacheinander in den Eileiter geraten, können sie darin leicht mit gemeinsamen tertiären Hüllen umkleidet werden. Doppelgelbeier mit gemeinsamer Dotterhaut entstammen wohl stets ein und demselben Follikel; bei ihrer weiteren Entwickelung legen sie sich dicht aneinander; an der Berührungsfläche verschmelzen dann beide Dotterhäute in ein gemeinsames Septum für beide Gelbeier. Ich möchte diese Meinung vertreten, muß jedoch hervorheben, daß wir nichts Bestimmtes aussagen können, bevor wir keine sichere Kenntnis von der Bildung der Dotterhaut haben. Embryonen entwickeln sich bei der Bebrütung,

falls beide Keime befruchtet waren, wohl stets; indem aber der eine den andern behindert, kommen beide nicht zur Reife. Auch Eier mit 3 Gelbeiern hat man gefunden. Vgl. über die Doppeleier Immermann (434).

Bei den Einschlußeiern, Ova in ovo, liegt in einem Ei (Vogelei) eingeschlossen ein anderes, oder auch mehrere, welche selbst wenigstens von der Schalenhaut oder, im extremsten Falle, auch noch von einer Kalkschale umschlossen sind, also Gelbei, Eiweiß und Schalenhaut oder dazu noch die Kalkschale haben. Mitunter kommen hier pathologische Fälle vor, bei denen das eingeschlossene Ei ganz rudimentär ist, oder ihm das Gelbei fehlt. Jüngst beschrieb Francis H. Herrick (415) einen bislang wohl als Unikum dastehenden Fall, in dem das eingeschlossene Ei mit Kalkschale, Schalenhaut und Dotter innerhalb des Gelbeies des umhüllenden Eies lag. Immermann und Herrick geben ein reichhaltiges Litteraturverzeichnis.

Die zuerst von Luigi Sala bei Ascaris megalocephala beschriebenen Rieseneier entstehen durch Verschmelzung zweier Eier. Sie entwickeln die doppelte Anzahl Chromosomen und verhalten sich dem eindringenden Spermium gegenüber wie ein einziges Ei.

Auf eine der bemerkenswertesten Varietäten ist bereits beim Abschnitte „Eistruktur“ hingewiesen worden; es ist dieses die Produktion verschieden großer, zu verschiedenen Zeiten sich entwickelnder und verschiedene Geschlechter hervorbringender Eier. Solche kommen vorzugsweise bei den Rotatorien und Crustaceen — Daphnoiden und einigen Copepoden, wie Diaptomus denticornis nach Haecker (654a) — vor. Diese Tiere erzeugen einmal Eier, welche dünnschalig und dotterarm sind und alsbald in der wärmeren Jahreszeit parthenogenetisch zur Entwickelung kommen: Sommereier (Subitaneier), das andere Mal, in der vorgerücken Jahreszeit, dickschalige und dotterreiche Eier, deren Entwickelung erst später erfolgt: Wintereier (Dauereier); letztere Eier sind auch befruchtungsbedürftig.

Im Abschnitt „Eistruktur“ wurde bereits erwähnt, daß bei den Rotatorien — auch bei Phylloxera kommt dies vor — gewisse, meist kleinere Eier nur männliche Junge, andere, größere, nur weibliche hervorgehen lassen.

7. Pathologische Erscheinungen an Eiern, Mißbildungen. Abnorme Einschlüsse. Rückbildung von Eiern.

Mit einigen Worten muß hier gewisser Erscheinungen an den Eiern gedacht werden, die man zum Teil als „pathologische“ ansehen muß. Da sie häufig vorkommen und zum anderen Teile, wie die „Rückbildung“ von Eiern, als regelmäßige Vorgänge anzusehen sind, dürfen sie nicht übergangen werden.

In erster Linie gehören hierher unvollkommen gebildete Eier und förmliche Mißbildungen von Eiern, die sich am nächsten an die soeben erwähnten Doppeleier und Einschlußeier anlehnen. Wir rechnen hierzu die bei Vögeln nicht selten angetroffenen Eier ohne Kalkschale und Eier ohne Gelbei, „Windeier“ und „Spareier“. Ist dabei auch die Form der Eier in auffallender Weise verändert, kugelig oder cylindrisch, der Längsachse nach gekrümmt u. a. m., so kann man von mißgebildeten Eiern sprechen.

Solche Abweichungen von der Norm mögen wohl bei den Eiern aller Tiere vorkommen; begreiflicherweise sind sie aber am häufigsten bei den Hausvögeln gefunden und untersucht worden.

Bei den Hausvögeln findet man auch nicht selten fremde Einschlüsse verschiedenster Art innerhalb des Albumens oder des Gelbeies, die in ähnlicher Weise in ein Ei gelangen, d. h. während dasselbe im Eileiter und Uterus von seinen tertiären Hüllen umlagert wird, wie ein Ei selbst in das andere. Wir verzichten auf eine genauere Besprechung dieser oft sehr seltsamen Fälle, indem wir auf die hier folgenden Litteraturcitate aus der neueren Zeit verweisen; auch hier müssen wir uns auf weniges beschränken, obwohl die Menge des alljährlich auf diesem Felde Gebotenen sehr reichlich ist.

Insbesondere sei auf die Mitteilung von v. Nathusius (497) verwiesen; sonst seien genannt Van Bambeke (M. 1938), M. Bartels (281), Bauer (283), Britcher (311 — albinotische Eier bei Amphibien), Chobaut (326), Collin (331), G. Fritsch (371), Mitrophanow (483), K. Möbius (485) und Supino (575). Uebrigens behandeln eine Anzahl der hier genannten Autoren Fälle von Doppel- und Einschlußeiern.

Wichtiger als dieses sind die Rückbildungserscheinungen an Eiern, die, wie schon bemerkt, zu den regelmäßigen Vorkommnissen zu rechnen sind und zum Teil wenigstens nicht als pathologisch betrachtet werden können. Da es sich empfehlen dürfte, die Rückbildungserscheinungen an den Eiern zugleich mit den korrespondierenden ähnlichen Vorgängen an den Eierstocksfollikeln zu besprechen, so sei hier eine kurze Schilderung der letzteren, die eingehender erst bei der Oogenese zur Behandlung kommen werden, vorweggenommen.

Ebenso wie die Spermien bei ihrer Entwickelung in den Hodenkanälchen von besonderen Zellen umgeben und beeinflußt werden, so ist dies auch überall da, wo sich die Eier in bestimmten Organen, den Ei-Gonaden (Ovarien, Oophoren, Eierstöcken), vom Urei zum Reifei ausbilden, der Fall. Innerhalb der Eierstöcke liegen die heranreifenden Eier in Kammern oder Säckchen, die man, wenn sie voneinander abgeschlossen sind, als Follikel, Eifollikel, Graaf'sche Follikel bezeichnet. Dieselben bestehen zu äußerst aus einer bindegewebigen Wandschicht, Theca folliculi, der ein Lager epithelialer Zellen, das Follikelepithel, aufsitzt, von welchem die Eizellen selbst unmittelbar umgeben sind; s. u. a. die Fig. 100 (p. 277), wo eine junge Eizelle vom Kaninchen inmitten des zugehörigen, noch nicht regelmäßig angeordneten Follikelepithels abgebildet ist, Fig. 95 (p. 272), welche eine ältere Oocyte vom Menschen, von regelmäßig aufgebautem Follikelepithel umgeben, zeigt, Fig. 87, Ei von Ceratodus mit stark abgeplattetem Follikelepithel, und Fig. 79 und 80, wo auch die bindegewebige Follikelwand zu sehen ist.

Man hat nun sowohl bei Wirbellosen, wie insbesondere bei Wirbeltieren als ein fast regelmäßiges Vorkommnis die Rückbildung von Follikeln samt den in ihnen eingeschlossenen Eiern wie auch von Eiern allein bei erhalten bleibenden Follikeln, wenn, wie es nicht selten vorkommt, mehrere Eier in einem Follikel lagern, beobachtet. Man hat in diesem merkwürdigen Vorgange wohl eine Kompensation der Ueberproduktion von Eiern in den Gonaden zu erblicken. Daher finden wir diese Prozesse am weitesten ver-

breitet bei den höheren Wirbeltieren, deren Geschlechtshaushalt auf die Erzeugung einer geringen Zahl von endgiltig zur vollen Entwickelung gelangenden Nachkommen eingerichtet ist, während in ihren Eierstöcken viele Tausende von Ureiern angelegt sind, so u. a. beim Menschen. Hier geht eine ganz unverhältnismäßig große Zahl von Eiern schon als Ureier, Oogonien und junge Oocyten zu Grunde. Bei manchen Geschöpfen, u. a. bei Insekten, dienen, wie weiter unten — Oogenese — dargethan werden soll, die degenerierenden Eier den zur vollen Ausbildung gelangenden zur Nahrung. Ob nicht noch an die Resorption der Eisubstanzen andere Funktionen geknüpft sind, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Da die Rückbildung der Eier und der zugehörigen Follikel bei geschlossen bleibenden Follikeln vor sich geht, so hat man nach W. Flemming (M. 1964) diese Vorgänge als „Follikelatresie“ bezeichnet und spricht von „atretischen Follikeln“ (Folliculi atretici). Weniger zu billigen ist es, wenn Van der Stricht (574 II) auch von einer „Atrésie ovulaire“ handelt. Die aus solchen atretischen Follikeln hervorgehenden, den echten Corpora lutea, s. w. u., ähnlichen Bildungen hat endlich v. Kölliker (448a) als Corpora lutea atretica benannt, womit man sich eher einverstanden erklären kann.

Wenn kleine Follikel, bei denen die Hüllen und das Epithel noch nicht ordentlich ausgebildet sind, zu Grunde gehen, so geschieht das nach Paladino (M. 1899 u. M. 1900 u. No. 509) in der Weise, daß zuerst das noch ganz flache Epithel abstirbt, körnig zerfällt und resorbiert wird, wobei das alsbald gleichfalls degenerierende, der Zona noch entbehrende Ei nackt in das Ovarialstroma zu liegen kommt. Die darauf folgende Degeneration des Eies muß als eine „hyaline“ bezeichnet werden. Der Kern löst sich auf, und der Eirest wandelt sich in eine matt glänzende, in verschiedenen Farbstoffen, insbesondere Eosin, stark färbbare homogene Masse um, die dann allmählich aufgesogen wird. Solche Follikel gehen mit ihrem Ei spurlos zu Grunde.

Ist der Follikel größer mit deutlich entwickelten Hüllen und zonaführendem größerem Ei, dann greifen mannigfaltigere Erscheinungen Platz. Zuerst wird wie bei den kleinen Follikeln das Follikelepithel verändert, an dessen Kernen die von W. Flemming als Chromatolyse geschilderten Vorgänge sich abspielen. Hierbei zerfällt das Kernchromatin in Körnchen und Klümpchen, die sich nach der Kernoberfläche verlagern und zum Teil in den Zellleib austreten. Die dann homogen erscheinenden Kerne verlieren ihre Färbbarkeit und werden samt den Chromatinbröckeln und den Zellenleibern unter fettiger Degeneration der letzteren (H. Rabl, 523a), die indessen, wie Van der Stricht (575 II) bei Fledermäusen fand, auch fehlen oder unbedeutend sein kann, aufgelöst. Unter Resorption des Liquor folliculi beginnt eine Wucherung der Tunica interna folliculi, insbesondere ihrer Zellen, die den Follikelbinnenraum allmählich ausfüllen und das gleichzeitig der Degeneration anheimfallende Ei dicht umschließen. Hierdurch wird das vorhin genannte „Corpus luteum atreticum“ erzeugt.

Beim Ei tritt eine Einfaltung der Zona auf, doch bleibt die Zona sehr lange sichtbar. Wanderzellen dringen in Masse in die Eizelle ein und bringen sie nach und nach zur Resorption. Sehr be-

merkenswert ist hierbei das von FLEMMING (M. 1964) festgestellte Auftreten von Spindelfiguren in der Eizelle, ähnlich wie bei der Bildung der Polzellen.

Beim Menschen und bei den daraufhin untersuchten Affen ist die Wucherung der Tunica interna folliculi viel geringer als bei den übrigen Säugetieren. Es bildet sich hier, unter Verödung des Follikelinnern und Resorption des Eies, an der Innenfläche der Tunica interna eine sehr auffallend erscheinende dicke, hellglänzende Glashaut, die sich vielfach einfaltet und das Ei, solange es sich noch erhält, samt einer gallertigen, von Leukocyten durchsetzten Masse einschließt. Von der dünnen, bei normalen Follikeln an der entsprechenden Stelle bestehenden Basalmembran läßt sich die Glashaut schwerlich ableiten. H. RABL (523a) führt sie auf eine Abscheidung hyaliner Masse seitens der Tunica interna zurück. Solche faltige, an ihrem Glanze leicht erkennbare Bildungen, d. i. also Reste der größeren atretischen Follikel, erhalten sich in den Ovarien sehr lange und werden in jedem älteren menschlichen Ovarium in größerer Zahl angetroffen.

In den großen atretischen Follikeln findet man zu Anfang der Degeneration stets die eigentümlichen, von CALL und EXNER (M. 1871) beschriebenen Bildungen, CALL-EXNER'schen Körper. Sie erscheinen als helle kuglige Stellen inmitten der Granulosa oder des Cumulus oophorus, um welche sich die Granulosazellen ganz in derselben Weise wie die Zellen der Corona radiata um die Eier herum gruppieren. So ist es dann gekommen, daß man diese Dinge mehrfach für Eier, normale oder degenerierende, gehalten hat. Das Fehlen einer Zona, eines Keimbläschens und granulierten Protoplasmas klärt bei genauerem Zusehen bald den Stand der Dinge auf. FLEMMING (l. c.) nahm sie als Epithelvakuolen, wobei es sich um Veränderungen und Untergang einer Gruppe von Granulosazellen handle (H. RABL, 523). HONORÉ (428) meint, daß sie auf die Bildung eines eigentümlichen Sekretes seitens der Granulosazellen herauskämen; die Flüssigkeit dieser Vakuolen ist in der That vom Liquor folliculi verschieden. Mir scheint es sich um denselben Prozeß wie bei der Liquorbildung zu handeln, wobei es zunächst zur Erzeugung einer konzentrierteren Vorstufe des Liquor kommt. Irgend eine besondere Bedeutung kann diesen Dingen schwerlich zugeschrieben werden.

Beim Igel und bei Fledermäusen vermochte VAN DER STRICHT (575 II) um das der Degeneration verfallende Ei herum vielkernige Riesenzellen nachzuweisen, über deren Entstehungsweise jedoch noch nichts Bestimmtes zu ermitteln war.

Aus den Schilderungen VAN DER STRICHT's geht ferner hervor, daß sich diese Vorgänge der Follikel- und Eibildung mit zahlreichen Varianten in den Einzelheiten abspielen können.

In der Darstellung von BÜHLER (313a) über die Vorgänge bei der Follikelatresie der Cyclostomen und Fische wird darauf aufmerksam gemacht, daß man die Gesamtheit dieser Prozesse unter dem Gesichtspunkte einer Beseitigung des für den Untergang bestimmten Eies sowohl wie des Follikels zu betrachten habe. Deshalb sei dies alles bei der Follikelatresie viel verwickelter als beim Corpus luteum (s. später), wo nur noch der Follikel auszugleichen und zur Rückbildung zu bringen sei, während bei der Atresie auch noch das Ei zur Resorption kommen müsse.

Was insbesondere die Cyclostomen und Fische anlange, so unterlägen die Follikelhüllen nach der regelrechten Ausstoßung der Eier nur einer einfachen Atrophie, bei der Atresie aber hätten diese Hüllen in aktiver Thätigkeit noch bei der Resorption des Eies mitzuwirken. Diese Resorption vollzieht sich nun nach BÜHLER auf zweifache Weise, nnd zwar zunächst ohne Mitwirkung phagocytischer Zellen durch einfachen Zerfall des Kernes und einzelner protoplasmatischer Dotterbestandteile mit nachfolgender Auflösung der Zerfallsstücke und Resorption dieser Lösungen durch das Follikelepithel, die Thecazellen und die Follikelgefäße, dann aber durch eine phagocytische Thätigkeit der inzwischen stark gewucherten Follikelepithelzellen. BÜHLER weicht hier von der gangbaren, auch vorhin eingehaltenen Annahme, daß es Leukocyten seien, welche in die Eizelle eindrängen und sie phagocytisch zur Resorption brächten, ab; diese Thätigkeit falle vielmehr den Follikelepithelzellen, den Granulosazellen zu. Nach Schwund der Eizelle bildet sich dann auch der nunmehr überflüssig gewordene Follikel selbst zurück. Das gewucherte Epithel gehe seinerseits durch Zerfall und Resorption spurlos zu Grunde, und die Theca folliculi werde wieder zu einem Teil des Stroma ovarii, aus dem sie entstanden ist (vergl. hierzu den Abschnitt „Corpus luteum“).

Ist die Angabe BÜHLER's von der vorzugsweisen Beteiligung der Granulosazellen bei der Eiresorption unter Einwanderung derselben in das Ei richtig, so sind die früher (p. 256 u. 269) mitgeteilten Angaben KOHLBRUGGE's, WETZEL's u. a. über die Rolle der in die Eier einwandernden Granulosazellen möglicherweise auch von diesem Gesichtspunkte aus zu betrachten.

Am längsten hält sich nach BÜHLER auch bei den Fischen das Oolemma; Reste desselben als glänzende, sich stark färbende Massen findet man oft noch in den schon längst wieder zum Ovarialstroma zurückverwandelten Thecae.

Wichtig ist die Thatsache, daß es nicht bloß bei der Bildung von Richtungsspindelfiguren in den Eiern degenerierender Follikel bleibt, sondern nach den Angaben von H. RABL (523), HENNEGUY (406 u. 407), GURWITSCH (393), VAN DER STRICHT (574 II), JANOŠIK (M. 1881, 433 u. 433c), SPULER (566) u. A. zu regelrechten Teilungen der Eizelle — VAN DER STRICHT beobachtete bis zu 10 Segmente — kommt, die von den Genannten als Beginn einer echten parthenogenetischen Furchung angesprochen werden. SOBOTTA (556) und BONNET (614a) haben dieser Auffassung widersprochen; ich ersehe auch aus der mir soeben zugehenden ausgezeichneten Darstellung der Oologie durch v. EBNER in der Schlußlieferung der 6. Auflage von A. KÖLLIKER's Handbuch der Gewebelehre (665a), daß v. EBNER den Standpunkt SOBOTTA's und BONNET's teilt (vergl. auch das p. 88 Bemerkte).

Die erste Beschreibung der Rückbildung von Eiern, und zwar bei Fröschen, geht auf SWAMMERDAM's „Biblia naturae“ (citiert nach BÜHLER, 313a) zurück. Für die Säugetiere gaben B. REINHARDT im I. Bande von R. VIRCHOW's Archiv („Ueber die Entstehung der Körnchenzellen“), später (1860) F. GROHE im XXVI. Bande derselben Zeitschrift in eingehenderer Untersuchung auch bei Ovarien von Kindern, dann E. PFLÜGER (1863) in seinem bekannten Werke (517) und wiederum in ausgedehnter Untersuchung 1870 (VIRCHOW's Archiv, Bd. LI) SLAVIANSKY die ersten

Mitteilungen. Bis dahin bezogen sich, soweit mir bekannt, diese Befunde, abgesehen von der Notiz SWAMMERDAM's, vorwiegend auf die Säugetiere und den Menschen. Ich hatte Gelegenheit, bei meinen auf alle Wirbeltierklassen sich erstreckenden Untersuchungen über den Eierstock (591) derartige Degenerationsvorgänge überall in großer Zahl festzustellen, und habe dem 1871 in STRICKER's Handbuch der Gewebelehre, p. 573, kurzen Ausdruck gegeben. Gegenwärtig verfügen wir schon über mehrere monographische Arbeiten: bei den Vögeln von v. BRUNN (316), bei den Amphibien unter kurzer Ausdehnung auf alle Wirbeltierklassen von G. RUGE (536), bei den Eidechsen von STRAHL (568) und J. A. MEYER (478a) und insbesondere neuerdings bei den Cyclostomen und Teleostiern (Coregonus) von BÜHLER (313a), der damit eine auf alle Wirbeltierklassen sich erstreckende, auch das Corpus luteum, einbegreifende sehr eingehende Untersuchungsreihe eröffnet hat. Weitere Litteratur haben wir, abgesehen von der schon citierten, in den Arbeiten von BARFURTH (280a), BOUIN (300), CRETY (335), MATSCHINSKY (473), MAXIMOW (474), MINGAZZINI (481), NUSSBAUM (M. 1143), PFISTER (515 u. 516), ROSSI (531), SCHNEIDER (705b), SCHMIDT (542), SCHOTTLÄNDER (544) und WILLIAMSON (605).

8. Zahlen- und Größenverhältnisse der Eier.

Wir haben bereits im Vorigen eine Reihe von Angaben über die Zahlen- und Größenverhältnisse der Eier gemacht; insbesondere ist dies beim Abschnitte: Eier der einzelnen Wirbeltierklassen, p. 293 ff., der Fall gewesen. Ferner ist auf die pp. 243, 244, 257, 261 (Keimbläschen), 266 (Riesennukleolen) und 267 (Zahl der Nukleolen) zu verweisen.

Was die Zahlen im allgemeinen anlangt, so ist hervorzuheben, daß diese, ebenso wie auch die Größen, innerhalb viel weiter zu ziehender Grenzen schwanken, als die der Spermien, was ja auch den korrelaten sonstigen Verhältnissen in durchsichtiger Weise entspricht.

Im besonderen seien noch die wichtigeren Zahlen aus der von LEUCKART gegebenen Tabelle mitgeteilt, welche die jährlich zur Befruchtung und Entwickelung, bezw. Befruchtungsfähigkeit gelangenden Eier der aufgeführten Tierspecies betreffen:

Echinusarten	bis 1 Million Eier
Würmer:	
Ascaris lumbricoides	mehrere Millionen Eier
Bothriocephalus latus	über 1 Million Eier
Clepsine	5—7 Gelege zu 20—40 Eiern
Arthropoden:	
Apis mellifica	6000—10000 Eier
Melolontha vulgaris	25—40 Eier
Bombyx mori	300 Eier
Scorpione (vivipar)	30—50 Junge
Epeira diademata	1600 Eier
Carcinus maenas	300000 Eier
Mollusken:	
Arca Noae	2 Millionen Eier
Ostrea edulis	1 Million und darüber

Helix pomatia und	
Helix hortensis	30—80 Eier
Octopus spec.	600—1000 Eier
Selachier:	
Acanthias vulgaris (vivipar)	2—3 Gelege zu je 4—6 Jungen
Ganoiden:	
Acipenser huso	bis zu 3 Millionen Eier
Teleostier:	
Gadus morrhua	bis 4 Millionen Eier
Esox lucius	130000 Eier
Cyprinus carpio	330000 „
Syngnathus viridis	150—200 Eier
Amphibien:	
Triton-Arten	bis 300 Eier
Rana esculenta	2500[1] „
Reptilien:	
Testudo-Arten	8—12 Eier
Pelias berus	8—15 „
Lacerta-Arten (Lacerta vivipara ist lebendig gebärend)	8—12 „
Krokodile	40—70 Eier
Vögel:	
Raubvögel	2—5 Eier
Papageien	3—4 Eier
Passer domesticus	2—3 Gelege zu 4—6 Eiern
Hirundo rustica	desgleichen
Gallina domestica	bis zu 100 Eiern
Perdix cinerea	15—20 Eier
Columba domestica	6—8 Gelege zu je 2 Eiern
Scolopax rusticola	4—5 Eier
Pinguin-Arten (Spheniscidae)	1—2 „
Säugetiere:	
Pithecus satyrus (Orang)	1 Junges,
Felis leo	3—4 Junge
Felis domestica	2mal 3—6 Junge
Canis familiaris	2mal 3—7 „
Elephas	alle 3 Jahre 1 Junges
Sus scrofa domest.	2mal 6—12 Junge
Bos taurus	1 Junges
Lepus cuniculus	5—8mal 4—7 Junge
Mus musculus	4—6mal 4—10 „
Cavia cobaya	6mal 3—5 Junge

1) O. SCHULTZE (547a) zählte im Durchschnitt bei Rana fusca 1724 (1326 bis 2565). Die Zahl in beiden Eierstöcken kann um mehrere Hunderte verschieden sein.

Diese Zahlen sind, was die größeren anlangt, nur gute Schätzungswerte. Nimmt man hinzu, daß, wie wir sahen, stets eine ansehnliche Menge Eier durch Rückbildung zu Grunde geht, so erhöhen sich die Ziffern nicht unbeträchtlich.

Was die Säugetiere anlangt, so wurde nur die Zahl der unter gewöhnlichen Verhältnissen zur Welt gebrachten Jungen gerechnet; wahrscheinlich lösen sich noch viel mehr reife Eier vom Ovarium jährlich ab, ohne aber befruchtet zu werden.

Für den Menschen darf man für die Zeit der Geschlechtsthätigkeit auch als Regel hinstellen, daß das Weib jährlich ein gesundes Kind zur Welt bringen und ernähren kann. Unter unseren gegenwärtigen Lebensverhältnissen wird diese Zahl aber bei weitem nicht erreicht. In Deutschland kommen jetzt durchschnittlich 4 Kinder auf die Ehe. Sicher werden aber jährlich mindestens 12 Eier als befruchtungsfähig vom Ovarium ausgestoßen. Die Zahl der in einem Ovarium eines 18-jährigen Mädchens befindlichen Eier bestimmte Henle (Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. II, 2. Aufl., 1873, p. 504) zu rund 36000, Heyse bei einem 17-jährigen Mädchen jedoch nur auf die Hälfte (rund 17500). Nehmen wir auch diese letztere Zahl als die richtige an, so darf man doch behaupten, daß beim menschlichen Foetus in jedem Eierstocke mindestens 50000 Eier angelegt werden, da die Zahl der in 17—18 Jahren normalerweise — s. den vorigen Abschnitt — zu Grunde gehenden Eier eine sehr große ist.

Nach Hensen (M. 863) soll das menschliche Weib während seines Lebens rund 200 Eier zur Reife bringen. Vergleichen wir hiermit die Zahlen bei den Spermien, s. p. 157 ff., so ist sofort ersichtlich, daß die letzteren unvergleichlich viel größer sind, wie auch leicht erklärlich ist. Dem früher Angegebenen sei noch hinzugefügt, daß die Zahl der Pollenkörner noch weit erheblicher ist, insbesondere bei den Koniferen, wo rund eine Milliarde Pollenkörner auf ein befruchtetes Ei kommen (s. R. von Lendenfeld, „Ueber das Wesen des Lebens", „Himmel und Erde", Jahrg. XV, 1902, p. 75). Diese außerordentlich hohen Zahlen erklären sich daraus, daß die Befruchtung der Eier, die von den Spermien bezw. Pollenelementen aufgesucht werden müssen, möglichst gesichert werden soll. Die Koniferen-Pollen werden dem Spiel des Windes überlassen, und so erscheint ihre ungeheure Zahl als eine Notwendigkeit.

Den bereits mitgeteilten Maßangaben seien noch nachstehende hinzugefügt:

Das Ei von Torpedo ocellata mißt 2—2,5 cm bei einem Gewicht von 5—8 g; der im gelegten Ei vorhandene Keim 1,5—2 mm. Das Keimbläschen ist eben noch mit freiem Auge zu sehen. Das Ei von Pristiurus melanostomus hat eine Länge von 15—17 mm, dessen Keim 2 mm. (Beide Angaben nach Rückert, 534.)

Die Eier des Ostsee-Herings erweisen sich schon in einer Größe von 0,85 mm als entwickelungsfähig; die meisten der abgelegten Reifeier hatten 0,9—1 mm Durchmesser. Die Eier des norwegischen Nordsee-Herings messen 1,5 mm. Die Eikapsel der Heringseier hat eine Stärke von 6—8 μ. (v. Kupffer, Die Entwickelung des Herings im Ei, Jahresbericht der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1874—1876, IV—VI, Berlin, Wiegand, Hempel und Parey, 1878, p. 175.)

Wie früher bemerkt, sind die Keimbläschen der Amphibieneier meist noch mit bloßem Auge zu sehen, die Kernkörperchen messen nach O. Schultze (547a) bis 20 μ. Die Dotterkörper des Axolotl-Eies schwanken vom unmeßbar feinen bis zu 13 μ (R. Fick 363).

Von Säugetiereiern seien außer den mitgeteilten Maßen noch die der Reheier nach v. Ebner (351) angeführt: Das ganze Ei = 0,07—0,1 mm, dessen Zona pellucida 4—12 μ, dessen Keimbläschen 30—36 μ, Keimfleck 9 μ.

Die Kerne der Ureier der Katze messen nach H. Rabl (523b) 10—11 μ, die der jungen Oogonien (in den Primärfollikeln) 16—18 μ.

Die Ureier des Menschen haben nach W. Nagel (490) ein Ausmaß von 10—16 μ, ihre Kerne 8 μ. Die Keimepithelzellen fand derselbe Autor 8 μ groß mit 5 μ großen Kernen.

Weitere Maße von hierher gehörigen Bildungen beim Menschen sind (nach Kölliker und v. Ebner, 665a):

Reifeier	0,22—0,32 mm[1])
deren Keimbläschen	30—45 μ
„ Keimfleck	7—10 μ
„ Zona	7—11 μ
„ Dotterkörper	2— 3 μ

Außerdem kommen noch in geringerer Zahl große, schollige Dotterkörper vor. Die Zona tritt nach v. Ebner zuerst an Eiern von 0,06—0,08 mm auf.

Eben gebildete „Primärfollikel“	42—45 μ
Reife Follikel	9—14 mm
Aeußere rundliche Zellen des Eiepithels	6— 9 μ
Innere cylindrische „ „ „	bis 30 μ

9. Klassifikation der Eier. Namen.

Dem praktischen Bedürfnisse genügt sehr wohl die im Grunde auf die älteren Einteilungen von Reichert, E. van Beneden, H. Ludwig und Balfour zurückzuführende Klassifikation, welche hier p. 256 ff. nach der Topographie des Dotters gegeben worden ist. Den wissenschaftlichen Anforderungen in aller Strenge entspricht sie jedoch nicht. Auch können noch andere Gesichtspunkte für die Klassifikation herangezogen werden. So haben wir in neuerer Zeit noch andere Einteilungen der Eier in der gesamten Tierwelt erhalten, von denen ich die von E. Haeckel, Biologische Studien, Heft II, Jena 1877, dann von Henneguy (403) und von Éternod (356) namhaft mache, um darauf zu verweisen. Es würde bei dem ohnehin schon über das ursprünglich vorgesehene Maß des Kapitels „Geschlechtszellen“ hinausgewachsenen Umfange unserer Darstellung zu weit führen, wenn diese Dinge hier noch eingehender besprochen werden sollten, zumal die aufgestellten neuen Namen erklärt werden müßten. In den Arbeiten von Éternod und Henneguy ist auch die weitere Litteratur dieses Gegenstandes angegeben.

Was die Nomenklatur der Eier anlangt, so haben wir schon eingangs (p. 222 ff.) und, wo es erforderlich war, im Texte das hier in Gebrauch Gezogene mitgeteilt und erklärt. Weiteres findet man ebenfalls bei Éternod und Henneguy.

---

1) Mir sind menschliche Eier von über 0,25 mm nicht begegnet.

Nur auf eine Bezeichnung soll hier noch eingegangen werden, auf die Unterscheidung von einfachen und zusammengesetzten Eiern. Ich selbst habe früher (591) die meisten gelegten Eier, auch abgesehen von den Schalenbildungen u. s. f., für zusammengesetzte Bildungen erklärt, da ich den Dotter als eine von anderen Zellen her hinzukommende und der Eizelle fremd bleibende Bildung ansah. Ich möchte mich nunmehr der Ansicht GEGENBAUR's (M. 1968) anschließen und alles das, was von dem Urei ausgeht, in dasselbe aufgenommen, von ihm verarbeitet und von einer Dotterhaut umschlossen wird, also u. a. auch das Gelbei eines Vogels, als ein einfaches Ei vom Werte nur einer einzigen, wenn auch enorm herangewachsenen Zelle auffassen. Das ist auch in neuerer Zeit fast allgemein so angenommen worden. Nun aber giebt es, wie bereits angemerkt wurde (p. 292 u. 336), bei gewissen Plattwürmern Eier, die äußerlich genau so beschaffen sind wie andere Eier, die aber in einer und derselben Schale mehrere Zellen herbergen. Unter diesen ist zumeist nur eine, die Eizelle, im Eierstock entstanden, die anderen, die Dotterzellen, in besonderen Organen, den sogenannten Dotterstöcken. Wenn die Eizelle auf dem Wege zur Ablage die Mündungen der Dotterstöcke passiert, so gesellen sich diese Dotterzellen hinzu und werden auf dem weiteren Wege mit der Eizelle von denselben Hüllen eingeschlossen. Das abgelegte Gebilde besteht also aus mehreren völlig voneinander getrennten Zellen. Im äußersten Falle geht es in der Weise weiter, daß die Dotterzellen sich so lange selbständig erhalten, bis der aus der Eizelle hervorgegangene Embryo sie aufzehrt; in anderen Fällen, Uebergangsformen, zerfallen die Dotterzellen schon während der Eifurchung oder kurz vor derselben, also mit beginnender Embryonalbildung, zu einer Dottermasse, von der dann die noch ungefurchte Eizelle umgeben ist. Nennen wir, wie es üblich ist, das abgelegte Gebilde dieser Art, bei dem sich also in einer und derselben Hülle eine Eizelle und Dotterzellen bis zum Beginne der Embryonalbildung selbständig erhalten, „Ei“, so ist dieses Ei aus mehreren, vollkommen voneinander getrennten Zellen zusammengesetzt und muß als ein zusammengesetztes aufgeführt werden. Man hat vorgeschlagen, s. p. 292, diese Dinge als „Cocons“ zu bezeichnen; das ist jedoch, streng genommen, nur in denjenigen Fällen angängig, wo zwei und mehr Eizellen samt den zugehörigen Dotterzellen in einer Kapsel eingeschlossen sind, da unter „Cocon“ eine Mehrzahl echter Eizellen, die von einer gemeinsamen Hülle umgeben sind, verstanden wird. Hier sollten wir, wenigstens für die Fälle, in denen nur eine Eizelle vorhanden ist, den Begriff „zusammengesetzte Eier“ aufrecht erhalten, oder aber man müßte die Dotterzellen als modifizierte, abortive Eizellen ansehen. HENNEGUY bezeichnet solche Eier und die angeführten Uebergangsformen als „œufs ectolécithes“ (ektolecithale Eier).

δ) Oogenese.

Nach der im Vorigen, p. 232—342, gegebenen genauen Schilderung des Baues der Eier ist nunmehr ihre Entwickelung, die **Oogenese**, zu besprechen. Wir können diese Besprechung wie beim Abschnitt „Sperma“ (p. 160 ff.) in drei Abteilungen gliedern: 1) Die Stammesentwickelung der Eier = Oophylogenese, 2) die Ausbildung der Eier zu den reifen, befruchtungsfähigen Gebilden, die wir „Reifeier“ nannten, = Oocytogenese, und 3) die Oohistogenese, d. h.

die histologische Ausbildung der einzelnen Teile einer Eizelle, ihres Kernes und Kernkörperchens, ihres Dotters und ihrer verschiedenen Hüllen, insoweit solche vorhanden sind. Es ist aber sofort hervorzuheben, daß die Oocytogenese und Oohistogenese zusammenfallen. Während die junge Eizelle vom Stadium des p. 233 betrachteten „Ureies“ durch das Stadium der Oogonien hindurch sich zur Oocyte umbildet, unter verschiedenen charakteristischen Veränderungen ihres Kernes zu ihrer endgiltigen Größe heranwächst und durch die Reifeteilungen unter Ausstoßung der Polocyten sich zum „Reifei“ umbildet — Oocytogenese —, gehen gleichzeitig die eben erwähnten histogenetischen Veränderungen — wenn wir von den tertiären Eihüllen absehen — an ihr vor, die wir unter den Begriff der Oohistogenese fassen. Bei der Spermiogenese folgen die histogenetischen Vorgänge nach, indem durch sie die Spermatide zum Spermium umgebildet wird. Es entspricht nämlich, wie bereits p. 224 ff. und durch Fig. 55 dargelegt wurde, streng genommen, dem Reifei die Spermatide; das Spermium ist nur eine zu Bewegungszwecken histogenetisch umgeformte Spermatide. KORSCHELT-HEIDER haben daher für das Reifei den Namen „Oide“ gebildet.

Man kann übrigens, vgl. das p. 224 Bemerkte, auch den von mir vorgeschlagenen Namen „Ovium“ wählen.

Unter Berücksichtigung sämtlicher in der Tierwelt zur Beobachtung kommenden Verhältnisse kann man mit KORSCHELT-HEIDER, denen ich mich gern anschließe, in erster Linie nach der Oertlichkeit, in welcher sich die Oogenese abspielt, eine lokalisierte und eine diffuse Eibildung unterscheiden. Bei der ersteren gelangen die Ureier, s. p. 233 ff., in besonders dafür hergerichteten Organen, den weiblichen Gonaden, Ovarien (Eierstöcken) zur definitiven Ausbildung; bei der diffusen Eibildung fehlen solche Organe; die Eibildung findet im ganzen Körper oder wenigstens in einem größeren Bezirke desselben ihre Stätte.

Vollzieht sich — und es kann dies der Fall sowohl bei der diffusen wie bei der solitären Eibildung sein — die Oogenese unter der Mitwirkung hierzu besonders ausgebildeter Zellen, Hilfszellen KORSCHELT-HEIDER, so ist dieses die alimentäre Eibildung (K.-H.), indem diese Zellen der Dotterbildung dienen; fehlen solche Zellen, dann liegt eine solitäre Oogenese vor. Die alimentäre Eibildung wird endlich in eine follikuläre und eine nutrimentäre (K.-H.) eingeteilt; bei der ersteren umgeben die Hilfszellen unter Bildung eines abgeschlossenen sackartigen Raumes, des Eifollikels, die Eizelle von allen Seiten; bei der nutrimentären liegen sie einzeln oder in Gruppen der Eizelle an, ohne daß es zur Bildung eines Follikels kommt.

Abgesehen von diesen Verschiedenheiten vollzieht sich nun, wie bereits eingangs, p. 222 ff., unter Beihilfe der Figuren 54 und 55 auseinandergesetzt worden ist, jede Eibildung vom Stadium des Ureies ab in denselben drei Abschnitten, wie die Spermiogenese, dem der Vermehrung, dem des Wachstums und dem der Reifung. Man nennt die während der Vermehrungs- oder Keimperiode aus den Ureiern in mehreren Generationen hervorgehenden jungen Eizellen „Oogonien“; mit dem Eintritte in die Wachstumsperiode werden die Oogonien der letzten Generation zu den „Oocyten“; letztere

vermehren sich während dieser Periode nicht weiter, sondern wachsen langsam zu ihrer endgiltigen Größe heran; gleichzeitig spielen sich an ihnen auch die histogenetischen Vorgänge der Kern- und Kernkörperchenumbildung, der Dotterbildung und eines Teiles der Hüllenbildungen ab. Die Reifungsperiode umfaßt wieder zwei höchst charakteristische Teilungsvorgänge mit sehr ungleichen Teilungsprodukten, derart, daß es den Anschein hat, als stoße die Eizelle, i. e. die völlig ausgewachsene Oocyte, nach einander zwei kleine Körperchen, die Richtungskörperchen, aus, während sie selbst unverändert erhalten bliebe. Wir wissen jetzt, daß die scheinbar ausgestoßenen Körperchen echte Zellen sind, Polzellen, Polocyten, und daß der ganze Vorgang vollkommen der zweimaligen Teilung einer reifen Spermatocyte (Spermatocyte I. Ordnung) in je zwei Präspermatiden (Spermatocyten II. Ordnung) und jeder Präspermatide in zwei Spermatiden entspricht. So wird bei der ersten Reifungsteilung aus der ausgebildeten Oocyte I. Ordnung, oder Oocyte schlechtweg, eine Oocyte II. Ordnung und eine erste Polocyte, aus der Oocyte II. Ordnung, die wir auch Präoide nennen könnten, eine Oide (Reifei, Ovium) und eine zweite Polocyte. Morphologisch sind die genannten Teilprodukte der Spermatocyten und Oocyten ganz gleichwertig, physiologisch nicht, insofern, als nur die Oiden (Ovien) befruchtungsfähig und entwickelungsfähig sind, während die Polocyten zu Grunde gehen. Als beiläufiges Vorkommnis ist indessen ab und zu das Eindringen eines Spermium in eine Polocyte beobachtet worden, freilich ohne entwickelungsgeschichtlichen Erfolg.

An der Hand der Fig. 55 sind bereits zu Eingang des Abschnittes „Ei“ diese Dinge auseinandergesetzt worden, um für die Nomenklatur und die nachfolgende Beschreibung den Boden zu gewinnen. Diese Darlegung mußte hier in Kürze wiederholt werden, um die Oogenese im Zusammenhange zu schildern.

Im Folgenden werden wir uns vorzugsweise mit der Oocytogenese und Oohistogenese in den beiden ersten Perioden, der der Vermehrung und des Wachstums, beschäftigen, während die Reifungsteilungen, sowie die eigentümlichen Kernveränderungen während der Oocytogenese im Kapitel „Befruchtung“ ihre volle Erledigung finden. Auf die Oophylogenese kommen wir nach Abschluß des Abschnittes Oogenese zurück, indem wir sie im Zusammenhange mit der Spermiophylogenese einer vergleichenden Betrachtung unterziehen. Für das erste Verständnis der Oophylogenese ist durch die kurze Besprechung p. 222 ff. und Figur 54, sowie durch das p. 160 und 161 über die Spermiophylogenese Vorgebrachte gesorgt worden. Wir beginnen mit der ausführlichen Darstellung der Oocytohistogenese des Menschen und der Säugetiere, knüpfen daran in kürzerer Fassung die der übrigen Vertebraten und werfen zum Schluß einen Blick auf diese Vorgänge bei den Evertebraten und den Pflanzen.

1. Oogenese des Menschen und der Säugetiere.

Die Oogenese beim Menschen und bei den Säugetieren ist eine lokalisierte, alimentär-follikuläre. Es sind wohlausgebildete, als besondere Organe sich deutlich heraushebende Eierstöcke,

Ovarien (Oophoren) vorhanden, in denen die weiblichen Geschlechtszellen, wenn sie als solche, als „Ureier“, erkennbar werden, schon fast sämtlich angesammelt sind, s. p. 233 insbesondere 238.

In einzelnen Fällen trifft man bei jüngeren Embryonen auch Ureier in der Nachbarschaft der Eierstöcke im Peritonaealepithel; s. darüber insbesondere W. NAGEL (M. 1897) und MINOT (675a); ich habe selbst wiederholt solche Gebilde bei Säugetierembryonen gefunden, die ich für Geschlechtszellen, die auf ihrer Wanderung zur Gonade aufgehalten worden sind, erklären möchte.

Die **Eierstöcke** des Menschen, s. Fig. 138, *1*, sind abgeplattet walzenförmige Organe, mit einem geraden, durch das „Mesovarium“ angewachsenen und mit einem konvex abgerundeten freien Rande. Sie haben bei guter und voller Ausbildung ungefähr die Dicke und Länge der beiden distalen Fingerglieder der Hand einer Erwachsenen zusammengenommen, (3—4 cm Länge, 2—3 cm Höhe

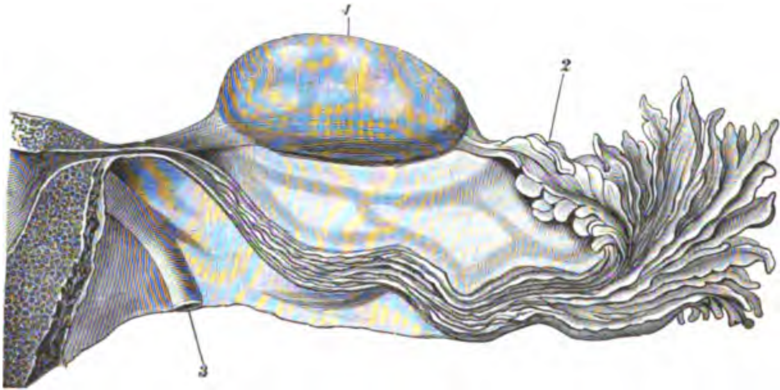


Fig. 138. Stück des menschlichen Uterus (links), mit dem Eierstocke, der der Länge nach aufgeschnittenen und entfalteten Tube, einem Teile des Ligamentum latum uteri und des Ligamentum teres uteri, nach RICHARD-SAPPEY, entnommen aus W. NAGEL, „Harn- und Geschlechtsorgane, Bd. VII, T. II, Abt. 1 des Handbuchs der Anatomie des Menschen“, herausg. von K. v. BARDELEBEN. Jena, G. Fischer, 1896, Fig. 43, p. 68. *1* Eierstock, *2* Fimbria ovarica. *3* Ligamentum teres uteri. Nahezu natürliche Größe.

von einem Rande zum anderen und 7—12 mm Dicke). Die Oberfläche der Ovarien ist graurötlich und von mattem Aussehen, ähnlich einer Schleimhaut. Am geraden Rande beginnt, ziemlich scharf abgesetzt, mit einer weißlichen Linie (FARRE'sche Linie) das helle glänzende Peritonaeum des Mesovarium — es entspricht diese Stelle der dunklen Linie in Fig. 138, welche an der Grenze des Mesovarium und des Eierstockes den letzteren umgreift.

Auf der Schleimhautfläche des Eierstockes schimmern Bläschen von Hirsekorn- bis Erbsengröße und darüber durch, die Folliculi oophori vesiculosi (Graafi), siehe die hellen Stellen in der angezogenen Figur.

Der Durchschnitt eines geschlechtsreifen und geschlechtstätigen Eierstockes zeigt, daß derselbe, soweit er das mattgraue, schleimhautähnliche Aussehen hat, von einem kurzcylindrischen Epithel bekleidet

wird, dem Keimepithel (WALDEYER). An der FARRE'schen Linie geht dasselbe mit scharfer Grenze in das ganz niedrige Plattenepithel des Peritonaeum (des Mesovarium) über. Es besteht jedoch eine sehr bemerkenswerte Ausnahme: eine der Fimbrien der Tuba uterina, die Fimbria ovarica, Fig. 138, *2*, geht direkt in die Schleimhautoberfläche des Ovarium über, und an der Uebergangsstelle setzt sich das cylindrische Keimepithel in das Flimmerepithel der Schleimhaut der Fimbrienrinne und somit in das der Tuba uterina fort.

Sehr klar erkennt man auf Durchschnittspräparaten, welche quer durch die FARRE'sche Linie gelegt werden, daß die Serosa des Peritonaeums sich nicht über das Ovarium hinzieht. Sonach ist man völlig berechtigt, die Oberfläche des Ovarium einer Schleimhaut zu vergleichen und sie eher an die Tubenschleimhaut, als an das Peritonaeum anzugliedern.

Die Gewebssubstanz des Eierstockes unterhalb des Keimepithels läßt sich in eine Rindenschicht und Markschicht zerlegen.

Will man mit der gangbaren Beschreibung der Handbücher unmittelbar unter dem Eierstocksepithel noch eine besondere zellen- und follikelärmere Schicht als „Albuginea" unterscheiden, so darf dabei nicht übersehen werden, daß die sogenannte Albuginea des Ovarium keineswegs eine weiße, als besondere Hülle abpräparierbare Schicht des Eierstockes darstellt, wie die Albuginea des Hodens, der zuliebe die Ovarialalbuginea überhaupt wohl in die Lehrbücher gekommen ist.

Die Rindenschicht, Zona parenchymatosa, enthält die meisten kleineren Follikel, Rindenfollikel. Die größeren liegen zum Teil tiefer in der Markschicht, an deren Grenze gegen die Rindenschicht, zum Teil ragen sie an der Oberfläche mehr oder weniger hervor. Das Gewebe der Rindenschicht besteht zumeist aus platten, gewöhnlich spindlig auslaufenden, mitunter auch sparsam verästigten Bindegewebszellen, mit heller, geringer, weicher Grundsubstanz. Zwischen den Zellen finden sich leimgebende Fibrillen in mäßiger Menge. Elastische Fasern fehlen. Wegen der auf Schnittpräparaten uniformen spindelförmigen Gestalt der Rindenstromazellen sind diese von manchen Autoren irrtümlich für glatte Muskelfasern gehalten worden.

Die Markschicht des Eierstockes, Zona vasculosa, besteht aus bündligem leimgebenden Gewebe mit vielen elastischen Fasern und auch Bündeln glatter Muskelfasern; sie ist die Trägerin der stärkeren Blutgefäße, Lymphgefäße und Nerven, deren feinere Verzweigungen in der Rindenschicht liegen, insbesondere um die reifenden größeren Follikel herum.

Die Follikel, von denen bereits eine kurze orientierende Beschreibung gelegentlich der Besprechung der Rückbildungsvorgänge p. 345 gegeben werden mußte, erscheinen zuerst unter dem Bilde einer die Eizellen umlagernden einfachen Schicht platter epithelialer Zellen, die von den Keimepithelzellen abgeleitet werden müssen; vergl. die Besprechung der Ureier, insbesondere p. 242, wo (nach v. WINIWARTER) angegeben worden ist, daß sich aus den in das Innere des Eierstocksstromes gelangten Keimepithelzellen die Follikelepithelzellen entwickelten; sowie die Figuren 61 D. p. 236, 65, p. 237 und 66, p. 238. Später werden diese Zellen höher und um-

geben in einfacher cylindrischer Schicht, als Follikelepithel das Ei (s. Fig. 95, p. 272). Frühere Stadien, die eines noch nicht völlig ausgebildeten abgeplatteten Follikelepithels, zeigen die z. Tl. schon p. 345 citierten Figuren 87, 91 u. 100. Zuletzt wandelt sich das einschichtige kurzcylindrische Epithel durch mitotische Teilungen in ein 3 bis 4-schichtiges um, welches an einer Stelle sich unter weiterer Schichtung zu einem stumpfspitzigen Hügel, Eihügel (KÖLLIKER), Cumulus oophorus B. N. A. erhebt, der in seiner Mitte die durch ihre weit bedeutendere Größe und kuglige Form ausgezeichnete heranreifende Eizelle, das „Ei" umschließt. Nach außen, zu der gleich zu besprechenden Follikelwand hin, so wie unmittelbar um die Eizelle herum, bewahren die Epithelzellen ihre cylindrische Form und wachsen in älteren Follikeln zu langcylindrischen Zellen von 20—25 μ Höhe heran. Die das Ei direkt umgebenden Cylinderzellen nebst den nächst benachbarten bleiben am Ei, wenn dasselbe den Follikel verläßt, haften und bilden dessen schon mehrfach genannte Corona radiata (BISCHOFF), Eiepithel (WALDEYER). Die übrigen Follikelepithelzellen haben eine mehr rundliche Form; sie erschienen den älteren Beobachtern aus der Zeit vor der Begründung der Zellenlehre wie „Körner", „granula" und es schreibt sich daher der ältere Name „Membrana granulosa" oder einfacher „Granulosa" — Stratum granulosum (B. N. A.).

Die Namen „Membrana granulosa", „Discus proligerus" und „Cumulus" rühren von K. E. v. BAER her (272); Membrana granulosa und Cumulus sind in der neueren anatomischen Nomenklatur (Baseler Nomina anatomica = B. N. A.) durch „Stratum granulosum" und „Cumulus oophorus" ersetzt worden. v. BAER unterschied den „Cumulus", zu dem er kein Beiwort hat, als Teil seines „Discus proligerus", den die jetzige Namengebung fallen gelassen hat. Auch sind bei v. BAER Discus proligerus und Cumulus nicht Teile der Membrana granulosa, sondern er faßt sie, wie bei ihm Text und Figuren zeigen, als selbständige Bildungen auf.

Zu diesen vom Keimepithel abstammenden und unmittelbar zum Ei gehörenden Teilen gesellen sich nun mit weiterem Wachstum des Eies die p. 345 kurz erwähnten beiden äußeren bindegewebigen Hüllen, die Tunica externa und die Tunica interna folliculi, welche beide unter dem Namen Theca folliculi zusammengefaßt werden (s. v. BAER, l. c.). Beide stammen vom Ovarialstroma her. Die Tunica externa hat ganz den Bau desselben und schließt sich auch unmittelbar an dasselbe an; daß sie zum Follikel gehört, giebt sich nur durch die zu letzterem konzentrisch gefügte Gewebsbildung kund. Die Tunica interna zeigt in einem zarten Bindegewebsgerüste eine größere Menge eigentümlicher Zellen von rundlicher oder polygonaler Form, die seiner Zeit von HIS als „Kornzellen" beschrieben wurden und sich auch im Ovarialstroma zerstreut finden. Sie gleichen ganz den interstitiellen Hodenzellen und werden auch von TOURNEUX als solche bezeichnet. Neuerdings haben Manche (vergl. Abschnitt „Corpus luteum") sie als „Luteinzellen" aufgeführt. Zwischen Tunica interna und Stratum granulosum schiebt sich noch ein dünnes strukturloses Häutchen, die Basalmembran, ein

In Fig. 139 ist ein junger Follikel einer Maus mit dem in ihm enthaltenen Eie dargestellt, und zwar nur das Follikelepithel mit

der dasselbe nach außen begrenzenden zarten Basalmembran. Man sieht die Granulosazellen sich an der Basalmembran und dicht um das Ei, dessen Zona pellucida (radiata) schon gebildet ist, epithelartig anordnen; rechts in der Lücke ist die Stelle der ersten Bildung des Liquor folliculi. Einzelne Zellen des Eiepithels sieht man durch feine Fortsätze mit der Zona in Verbindung.

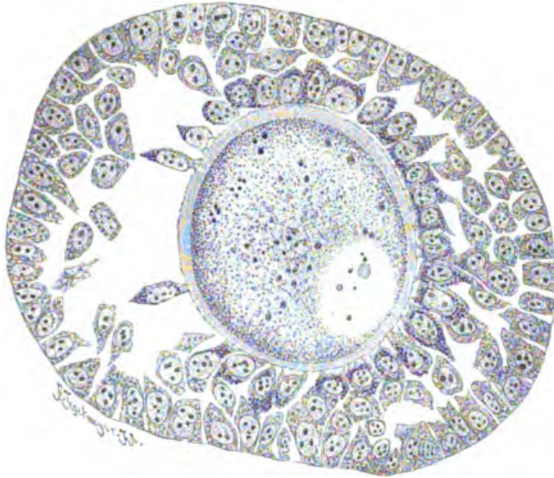


Fig. 139. Junger Follikel aus einem Mäuseeierstocke. Präparat von BENDA. Erklärung im Text. Frl. E. MAGEN del.

In Fig. 140 liegt ein junges menschliches Ei in seinem Cumulus oophorus. Die Zona ist noch nicht gebildet und es fehlt die epithelartige Anordnung der Granulosazellen um das Ei. Ferner ist ein Stück der Tunica interna folliculi dargestellt, in der man zahlreiche Kerne von Luteinzellen und Blutgefäße wahrnimmt.

Als eine bei Selachiern und Reptilien vorkommende Besonderheit des Follikelepithels, die aber auch anderwärts bei genauerem Zusehen sich finden dürfte, ist das Vorhandensein besonders großer Zellen zu bezeichnen (s. p. 289, Fig. 105 C u. D). Vielleicht haben sie die Bedeutung von „Nährzellen“. Hin und wieder sind solche auffallend große Zellen auch beim Menschen beobachtet worden. NAGEL (490) hat sie seiner Zeit als „Nährzellen“, SCHOTTLÄNDER (545) als rudimentäre Eier, „Nebeneier“, angesprochen; neuerdings (493) hält sie NAGEL für die Vorläufer der CALL-EXNER'schen Körper (s. p. 347).

Für die Follikel des Menschen und der Säugetiere charakteristisch ist die Bildung einer ansehnlichen Menge dünner seröser Flüssigkeit, des Liquor folliculi, innerhalb derselben. Ueber die Bildungsweise selbst ist nichts Näheres bekannt, doch findet dabei eine Auflösung von Granulosazellen statt, wie die CALL-EXNER'schen Körper (Epithelvakuolen) zeigen.

Die Ovarien der Säugetiere gleichen in den wesentlichen Stücken den vorhin beschriebenen des Menschen. Nur bei den Monotremen nehmen sie, der zahlreichen, großen, stark vorspringenden

Follikel wegen, ein an die Ovarien der Vögel und Reptilien erinnerndes traubiges Aussehen an. Nahezu traubig erscheinen auch wegen zahlreicher stark vorspringender Follikel die Eierstöcke der Schweine. Die Ovarien der übrigen Wirbeltiere und der Wirbellosen werden weiter unten im einzelnen beschrieben.

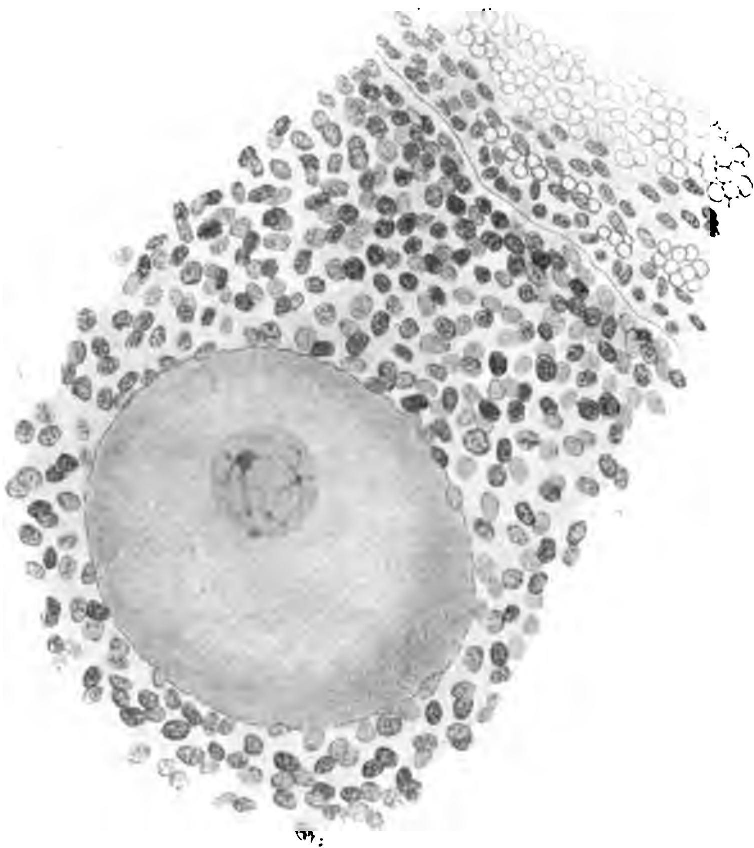


Fig. 140. Cumulus oophorus aus dem Eierstocke eines Kindes nach einem Präparate von W. NAGEL. Erklärung im Text.

Als eine allgemeine, noch vorher zu besprechende Frage muß bei den Wirbeltiereierstöcken das Verhalten der Urniere zu ihnen angesehen werden; hierbei zeigen sich Verschiedenheiten bei den einzelnen Klassen. Sicher findet weder bei den Acraniern noch bei den Teleostiern und Selachiern eine Beteiligung der Urniere an der Bildung des Eierstockes statt. Bei den Amphibien war von C. K. HOFFMANN (M. 2912), R. SEMON (M. 2952) und GEMMILL (377) eine solche Beteiligung angenommen worden. Es sollten von den Urnierenkanälchen aus epitheliale Zellstränge, die „Sexualstränge“ der Autoren, die anfangs solide wären, in das sehr spärliche und zarte bindegewebige Stroma der Peritonaealleiste, als welche sich die erste Anlage des Ova-

riums erweist, von deren Basis aus eindringen und, indem sie hohl würden und untereinander verschmölzen, diese Leiste zu einem Hohlorgane umgestalten. In der That zeigt sich das Amphibienovarium bei seiner vollen Ausbildung als ein abgeplatteter Sack, dessen sehr zarte Wand außen vom Keimepithel (Peritonäalepithel), innen von einem epithelähnlichen Zellenbelage ausgekleidet ist; diesen letzteren leiten die genannten Autoren vom Epithel der Urnierenkanäle her.

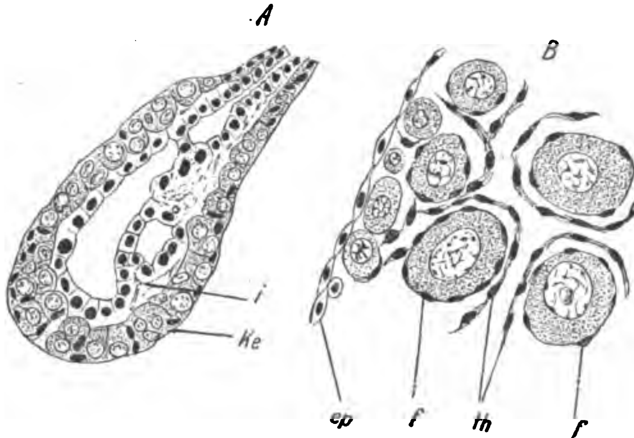


Fig. 141. Querschnitt durch ein junges Ovarium von Pelobates fuscus nach GEMMILL. *Ke* Keimepithel mit jungen Eiern, *i* Innenepithel des Ovarialsackes, nach GEMMILL von den Sexualsträngen herrührend. Die Sackhöhle besteht aus mehreren verschieden großen Kammern. Nach oben bei *A* ist die Basis der Peritonäalleiste gelegen, von wo aus die Sexualstränge eindringen sollen. *B* Eine Anzahl junger Eier aus demselben Ovarium mit Follikelepithel (*f*) und Theca (*th*).

Anderer und meinen eigenen Erfahrungen mehr entsprechender Ansicht ist BOUIN (301 u. 302); er hält die Zellenstränge, welche an der Basis des Ovarium der Amphibien in das zarte Stroma desselben eindringen, für mesenchymatösen Ursprunges. Ich fasse die sackförmigen Hohlräume des Amphibieneierstockes als Lymphräume auf; die Beschaffenheit ihrer zelligen Auskleidung spricht nicht dagegen. Die Eier mitsamt den Follikeln liegen in den Sackwänden und springen gegen den Lymphraum vor.

Obwohl bei den Reptilien die von der Urniere ausgehenden Sexualstränge in die noch indifferenten Anlagen der Keimdrüsen stets hineinwachsen und bis zu dem Keimepithel vordringen sollen, so würden sie nach M. BRAUN (M. 2899) doch nur bei den später als Hoden sich ausweisenden Anlagen in Funktion treten und zu den gewundenen Samenkanälchen werden, bei den Ovarialanlagen indessen schwinden, so daß auch hier keine dauernde Beteiligung der Urniere nachgewiesen wäre. Dasselbe gilt für die Vögel; es sei hier auf die Arbeiten von R. SEMON (M. 2951) und BORN (MERKEL-BONNET: „Ergebnisse“, Bd. IV, 1894), welche die bis 1894 erschienene Litteratur vollständig besprechen, hingewiesen.

Für die Säugetiere und den Menschen muß ich nach erneuten Untersuchungen ebenso wie früher bestreiten, daß Zellenkomplexe, die von der Urniere abzuleiten sind, also „Sexualstränge“,

an der Follikel- oder gar Eibildung teilnehmen. Wohl findet man im Menschen-, Säugetier-, Vogel- und Reptilieneierstocke in den tieferen Schichten der Zona parenchymatosa und in der Zona vasculosa epitheliale Zellstränge, die v. KÖLLIKER zuerst als „Markstränge" bezeichnet hat (da sie vorzugsweise in der Zona vasculosa, der „Markschicht" des Ovarium angetroffen werden). Aber es ist nach den neueren, weiter unten anzuführenden Untersuchungen von COERT (627) und v. WINIWARTER (609) als sehr zweifelhaft zu erachten, einmal, ob diese Stränge von der Urniere stammen, und zum anderen, ob sie, wie es v. KÖLLIKER (449 u. 451), BÜHLER (313) und H. RABL (523a, p. 165) vertreten, in nennenswerter Weise bei der Oogenese beteiligt sind, indem sie einen Teil der jungen Oocyten oder selbst Oogonien in sich aufnehmen und für diese das Follikelepithel liefern, s. w. u.

Oocytogenese und Oohistogenese des Menschen und der Säugetiere. Nach dem, was wir im Vorigen über den Bau der Eierstöcke angegeben haben, kann die Besprechung der Oocytogenese und Oohistogenese füglich nicht von der der Follikelgenese getrennt werden. Wir behandeln deshalb beides im Zusammenhange.

Wir verließen p. 235 ff. die Eier als „Ureier" im Keimepithel lagernd und gaben unter Bezugnahme auf die schematische Figur 55, p. 225 eine kurze übersichtliche Darstellung des Ganges der Oogenese. Indem wir zunächst den Untersuchungsergebnissen v. WINIWARTER's folgen, ist für das Kaninchen und den Menschen dieser Gang im Genaueren folgender:

Die Zellen der beiden Schichten des Keimepithels, welche v. WINIWARTER fand (s. die Beschreibung p. 240), vermehren sich reichlich durch mitotische Teilung. Sie unterscheiden sich durch die Beschaffenheit ihrer Kerne, die v. WINIWARTER als protobroche Kerne **a** und protobroche Kerne **b** aufführt. Wir sahen schon (vergl. p. 240 ff.) daß wir die Ureier unter diesen Zellformen suchen mußten, falls wir die Ureier mit den „Oogonien" identifizieren.

Unterhalb der genannten beiden oberen Zellenlagen, die das Keimepithel repräsentieren, und zwar das primäre Keimepithel, wie v. WINIWARTER es ausdrücklich bezeichnet, sind nun bei fortschreitender Oogenese die verschiedenen Stadien der Entwickelung der Oocyten sowohl wie der Ovarien zu sehen.

Was die Entwickelung der Ovarien anlangt, so übergehen wir hier das Stroma, die Blut- und Lymphgefäße und beschränken uns auf die epithelialen (parenchymatösen) Bestandteile. v. WINIWARTER (l.l. c.c.) folgt den wichtigen zuerst 1885 von v. MIHALKOVICS (674 u. 674a) und JANOŠIK (M. 2914) gegebenen Daten. Demgemäß müssen verschiedene Einwucherungen des primären Keimepithels in das darunter gelegene primitive Ovarialstroma zu verschiedenen Zeiten angenommen werden. Die erste Einwucherung liefert nach COERT das von ihm so benannte Rete-Blastem. Aus den einwuchernden anfangs soliden, netzförmig zusammenhängenden Zellenmassen, die bis in die Nähe des späteren Hilus ovarii vorgeschoben werden, sollen in der Folge die Hohlkanälchen des Rete ovarii, einer dem Rete testis homologen Bildung hervorgehen. Die Retekanälchen sollen wiederum mit den vom WOLFF'schen Körper herrührenden Epoophoron-Kanälen sekundär in Verbindung treten.

Durch eine zweite Einwucherung entstehen die Markstränge. Diese bleiben solide Zellenstränge; nur selten und dann

in der Nachbarschaft der Retekanälchen, mit denen sie in Verbindung treten, werden sie teilweise hohl.

Die wichtigste Einwucherung ist die dritte; sie liefert die Keimschläuche, boyaux germinatifs v. WINIWARTER. Diese treten einerseits mit den Marksträngen in Verbindung, andererseits eröffnen sie sich durch kurze, halsartig eingeschnürte Verbindungsgänge, welche die Reste der Einwucherungswege darstellen, zur Oberfläche des Eierstockes, zum Keimepithel hin. Fig. 142, welche im Anschlusse an eine Zeichnung von v. WINIWARTER (mit geringfügigen Aenderungen) hergestellt ist, mag zur Erläuterung dienen:

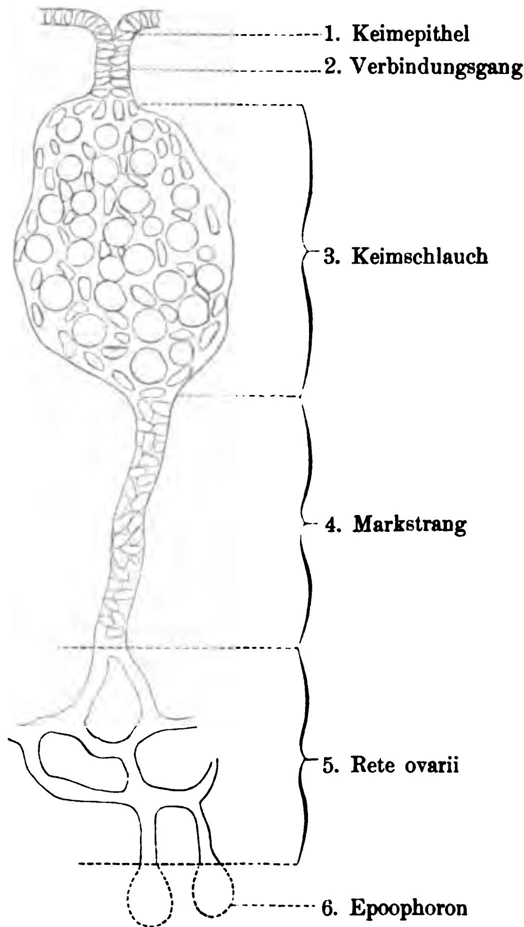


Fig. 142. Schema der Bildung des Eierstocksparenchyms. Erklärung im Text.

Bei 1. sieht man nach beiden Seiten von der Oeffnung des (2) Verbindungsganges, Invagination épithéliale v. WINIWARTER, ein Stück des später einschichtigen Keimepithels. In diesem wie in dem Verbindungsstücke haben die Zellen eine bestimmte Stellung, und zwar mit ihrer Längsachse senkrecht zur Unterlage. 3. bedeutet einen Keimschlauch; in diesem liegen anfangs die größeren Zellen, die Oocyten, und die kleineren, die späteren Follikelepithelien, noch ziemlich regellos; auch in 4, den Marksträngen, wo sich fast nur Zellen, die den Follikelzellen gleichen, finden, ist keine strenge Regelmäßigkeit in der Lagerung vorhanden. 5. stellt die Kanälchen des Rete ovarii in ihrer Verbindung mit den Marksträngen und mit zwei Epoophoralkanälchen (6) dar. Letztere liegen außerhalb des Eierstockes und stellen Reste der Urniere dar.

Die Oogenese anlangend, so finden sich nach v. WINIWARTER's Ermittelungen diejenigen Keimzellen, welche wir als Oogonien bezeichnen, und die sich noch durch Teilung vermehren, nur in dem primären Keimepithel; wenigstens sagt v. WINIWARTER nichts

davon, ob sich Oogonien auch in den Marksträngen fänden. Junge Oocyten zeigen sich ab und zu in diesen, und es können namentlich an der Grenze gegen die Keimschläuche hin sich auch Follikel aus den Marksträngen bilden. Doch meint v. WINIWARTER, daß die auf Kosten der Markstränge gebildeten Follikel fast durchweg atretisch zu Grunde gingen.

Die Keimschläuche, welche in der Form am meisten an die „Eiballen" WALDEYER's erinnern, und wie diese auch untereinander in Verbindung stehen, enthalten die Follikelepithelzellen, welche sonach vom Keimepithel abstammen, und die jungen Oocyten I. Die Follikelepithelzellen haben den Charakter der Zellen mit den protobrochen Kernen b. Die Kerne der jungen Oocyten I, Voreier (m.) bezeichnet v. WINIWARTER als deutobroch; sie wurden gleichfalls bereits p. 241 u. 242 geschildert und als nukleolenhaltig bezeichnet.

v. EBNER schreibt übrigens auch den von ihm als „Ureier", „Oogonien", bezeichneten Zellen Nukleolen zu, von denen allerdings nicht näher angegeben wird, ob es Nucleoli oder Pseudonucleoli sind (665a, p. 536).

Indem sich anfangs niedrige, später höher und cylindrisch werdende Zellen um die einzelnen Oocyten zusammenschließen, beginnt die Follikelbildung von den Keimschläuchen aus nach dem schon von PFLÜGER geschilderten Ablaufe. Weiter legen sich vom Stroma her die Elemente der Tunica externa, dann die der Tunica interna um die einzelnen Eier mit samt ihrem Epithel herum und isolieren so den Follikel von den übrigen Bildungen. Oefter kann man (WALDEYER) noch einen jungen Follikel durch den Verbindungsstrang mit dem Keimepithel in Verbindung stehen sehen, wenigstens darf Fig. 17, Taf. II (591) wohl so gedeutet werden; auch habe ich die Verbindung direkt gesehen. Auf den Prozeß der Follikelbildung näher einzugehen, wo wir es hier insbesondere mit dem Ei zu thun haben, erscheint unnötig.

Während der Follikelbildung vollziehen sich an der Oocyte eine Reihe von verwickelten Vorgängen, welche im allgemeinen als Kernveränderungen bezeichnet werden müssen; dazu kommen als eine zweite Reihe Wachstumsvorgänge und Hüllenbildungen, d. i. der primären und sekundären Hüllen. Alle diese Vorgänge tragen den Charakter histogenetischer Prozesse und wurden bereits vorhin unter dem Namen der Oohistogenese zusammengefaßt.

Wenn auch die Reifungsvorgänge im strengen Sinne in der Bildung der Polocyten gesucht werden müssen, so ist es doch unverkennbar, daß auch die merkwürdigen Veränderungen an Kern und Kernkörperchen, die jüngst insbesondere von HOLL (423), H. RABL (523c), VAN DER STRICHT (573), RÜCKERT (534 u. 534a), HAECKER (394a—396a), CARNOY und LEBRUN (321—323) und durch v. WINIWARTER (l. c.) geschildert sind, auf die Polzellenbildung und die Herstellung der Befruchtungsfähigkeit der Eizelle, insbesondere ihres Keimbläschens vorbereiten. Teilungen finden, wie bereits wiederholt hervorgehoben wurde, im Voreierstadium nicht mehr statt (s. w. u.), wohl aber Veränderungen an den vorhandenen chromatischen Kernsubstanzen, den Nukleolen und Sphärenapparaten. Unter

anderen gehören die bereits erwähnten sonderbaren Bildungen der Federstrangfiguren hierher (s. p. 262, Figg. 83—85).

v. Winiwarter beschreibt eine Reihe von Kernfiguren bei den sich entwickelnden Oocyten, die er als Folgeformen ansieht und mit besonderen Namen belegt: auf die Form der deutobrochen Kerne folge die der leptotänen (λεπτός dünn, ταινία, Strang, Faden, Band), dann der synaptänen, welche an die Synapsisform der Kerne bei der Spermiogenese (p. 168 u. 176) erinnern. Es folgen dann Kerne mit dicken Chromosomen, pachytäne Kerne, dann solche mit Teilung der Fäden, diplotäne Kerne, endlich Kerne mit netzförmig angeordnetem Chromatin und 1 bis mehreren Nukleolen, diktyotische Kerne (δίκτυον Netz). Da indessen alle diese Vorgänge im folgenden Kapitel (Eireife und Befruchtung) ihre Hauptdarstellung finden werden, so mag diese kurze Erwähnung, die nur im Interesse einer zusammenhängenden Darstellung gegeben wurde, genügend erscheinen.

Mit wenigen Worten soll aber noch auf zwei weitere Fragen eingegangen werden: auf die Individualität oder Kontinuität der Chromosomen und auf die Bedeutung der eben erwähnten Kernumbildungen.

Unter der Individualität oder der Kontinuität der Chromosomen, welche von K. Rabl (M. 449) und Boveri (306) begründet wurde, versteht man ihre morphologische und substanzielle Erhaltung auch während des Zustandes der Kernruhe, während dessen sie scheinbar in dem dann auftretenden Chromatinnetze sich verlieren. Besteht eine solche Erhaltung, so ist es klar, daß die Chromosomen als Individuen von der Mutterzelle zur Tochterzelle und so weiter übergehen. Dies kommt allerdings auch bei den Körperzellen (Gewebszellen) in Frage, insbesondere aber bei den Geschlechtszellen und gilt sowohl für Samenzellen, wie für Eizellen. Da die Geschlechtszellen im Fortgange des Lebens eine kontinuierliche Reihe darstellen, so hat hier die Individualität der Chromosomen ihre besondere Bedeutung.

Carnoy und Lebrun (321—323) haben sich vor allem mit dieser Frage beschäftigt; durch ihre wichtigen Untersuchungen ist insbesondere für die Geschlechtszellen dieselbe zu einer brennenden geworden und es sind dabei auch die Nukleolen weit in den Vordergrund der Betrachtungen gerückt worden. Die beiden Belgischen Forscher kamen zu einem zu Rabl und Boveri entgegengesetzten Standpunkte, indem sie eine Kontinuität der Chromosomen läugneten. Während der vorhin berührten Kernumbildungen sollten sowohl die Nukleolen, wie die Centrosomen und Chromosomen teilweise unter Bildung der p. 262 beschriebenen Federstrangfiguren zu Grunde gehen und sich in den Tochterkernen neubilden; eine Kontinuität der Chromosomen bestehe nicht. Insbesondere sollten Federstrangsfiguren aus den Nukleolen hervorgehen. Früher hatte schon O. Schultze (547a) die Chromosomen der ersten Polzellenteilung von den Nukleolen des Keimbläschens abgeleitet; neuerdings stellt sich R. Fick (364) auf die Seite Carnoy's und Lebrun's. — Für die Kontinuität der Chromosomen sind vor allen Rückert (M. 2008 u. 534a), Born (297, 298) und noch jüngst wieder V. Haecker (654a) eingetreten, auf dessen nach vielen Seiten für die Oogenese wichtiges Werk besonders aufmerksam gemacht werden soll. Einen mehr vermittelnden Standpunkt nimmt Lubosch in seiner Habilitationsschrift (466) ein, in der ein-

gehend die Veränderungen der Nukleolen bei der Eireifung behandelt werden. Lubosch giebt zu, daß Nukleolarsubstanz aus dem Kerngerüst und daß fadenförmige Elemente aus den Nukleolen thatsächlich entstehen, wie das Carnoy behauptet hatte, hält aber das einmal bestehende chromatische Kerngerüst im reifenden Ei jederzeit für nachweisbar, wenn auch in äußerst fein verteilter Form. Die Erscheinungen an den Nukleolen seien bis zu einem gewissen Grade unabhängig von den Zuständen des Kerngerüstes.

Wenn in jüngster Zeit so viel Gewicht auf die Nukleolen bei der Oogenese gelegt wird, so soll nicht unerwähnt bleiben, daß als der Erste Holl (423 III) diese Bedeutung für die menschliche Eizelle hervorgehoben hat. Der Nucleolus soll gegen das Ende der Oogenese, indem das Chromatin des Kerngerüstes in den Zellenleib auswandert und das Gerüst gänzlich schwindet, allein in der Oocyte zurückbleiben, wo er in einen Haufen fast gleicher chromatischer Kugeln verwandelt werde; er stelle so den wesentlichsten und für die Befruchtung wichtigsten Teil der Eizelle dar. Dasselbe fand Holl für die Säugetieroogenese. Beiläufig sei bemerkt, daß Holl eine Kernköperchenmembran bei den Eizellen annimmt.

Für die Individualität der Chromosomen, aber auch für ihre Beziehungen zu den Nukleolen sprechen vor allen die Erfahrungen von Rückert (l. c.) und Haecker (654a), denen zufolge in den Keimbahnzellen von Cyclops die mütterlichen und väterlichen Chromosomen sich selbst für mehrere Generationen getrennt erhalten, Gonomerie der Kerne. Dieser Zustand finde in den p. 269 erwähnten Doppelnukleolen seinen sichtbaren Ausdruck. Schon Boveri (306) hatte aus seiner Hypothese der Chromosomen-Individualität den Schluß auf eine Gonomerie sämtlicher von einem befruchteten Eie abstammenden Zellen gezogen. Vgl. auch Conklin (331a).

Was die Bedeutung der Kern- und Kernkörperchen-Umbildungen während der Oogenese (und wir müssen hinzufügen „Spermiogenese") betrifft, so ist nichts Sicheres darüber auszusagen; die etwa dabei in Betracht kommenden Reduktionsvorgänge am Kernchromatin werden im folgenden Kapitel „Eireife und Befruchtung" behandelt werden. Lubosch hält funktionell die betreffenden Vorgänge für Anpassungserscheinungen des Kerns an seine veränderten Lebensbedingungen, weist aber unter Besprechung der geringen in dieser Beziehung bis jetzt nur vorhandenen Litteratur auch auf die morphologischen Bedingungen hin, die in Betracht kommen dürften, wie auf die in der Eiablage — mehrfach und periodisch für die Teleostier und Amphibien, einmalig für das ganze Leben bei den Petromyzonten —, oder bei erst- und mehrgebärenden Weibchen gegebenen, wo nach Haecker (395) Unterschiede bei Copepoden vorhanden sind. Es würde hier zu weit führen, dies zu diskutieren und verweise ich auf die Originalarbeit.

Daß das Centriol (Centrosom) den Oocyten bei der 2. Reifeteilung (Polzellenteilung) verloren geht, so daß es dem Reifei fehlt, wurde erwähnt.

Die Zeit der Bildung von Oocyten anlangend, so finden sich diese bereits vor der Geburt — beim Kaninchen etwa um die dritte Fötalwoche.

An der Hand zweier Figuren, 143 und 144, seien die Befunde an jungen Ovarien von Säugetieren und vom Menschen zur Erläuterung der Grundzüge der Ovarial- und Eibildung vor Augen geführt:



Fig. 143. Senkrechter Schnitt durch den Eierstock und das Mesovarium einer neugeborenen Katze. Leitz Obj. 3, Ok. I. Am Uebergange des Mesovarium in das Ovarium eine Gruppe von kleinen Schläuchen mit hell gehaltenem Lumen = Rete ovarii. Darauf folgt nach oben die Marksubstanz. In dieser helle Räume = leere Blutgefäße, und dunkle, teils strangförmig, teils rundlich oder in anderen Formen erscheinende Haufen kleinerer Zellen = Markstränge; an der Rindengrenze liegen einzelne größere inmitten kleinerer. Solche Stränge sind zum Teil auch in der Rindenschicht erkennbar. In der Rinde oben zahlreiche schlauchförmige (PFLÜGER'sche Schläuche), mehr nach unten ballenförmige (Eiballen) Haufen von größeren Zellen, untermischt mit kleineren, welche sich an das gleichfalls aus solchen kleineren Zellen bestehende Keimepithel anschließen. Aus v. KOELLIKER's „Erinnerungen", Leipzig, W. Engelmann, Fig. 4, p. 301.

Die nach einem Präparate und einer Abbildung v. KOELLIKER's (s. a. Fig. 1214 bei v. EBNER [665a]) wiedergegebene Fig. 143 zeigt in vortrefflicher Weise die verschiedenen Bestandteile eines in der Ausbildung begriffenen Säugetier-Eierstockes. Bei der schwachen Vergrößerung der Zeichnung lassen sich in den Eiballen und Schläuchen die späteren Follikelzellen von den jungen Oocyten nicht durchweg unterscheiden. An der Grenze von Rinden- und Markschicht sieht man einzelne Oocyten in Marksträngen lagern. Weiteres ergiebt die Erklärung der Figur.

Die Fig. 144 (nach W. NAGEL) zeigt in den Eiballen kleinere und größere Zellen. Welche von den kleineren Zellen zu Follikel-

zellen werden dürften, läßt sich noch nicht sicher erkennen. Im Keimepithel zeigen sich ähnliche Stellen mit zwei Lagen, wie sie v. WINIWARTER schildert (protobroche Zellen *a* und *b*). Das Stroma reicht,

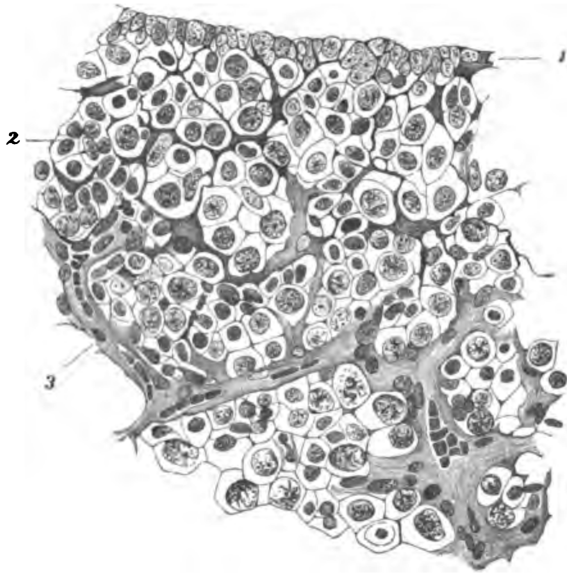


Fig. 144. Stück eines Schnittes durch den Eierstock eines menschlichen Embryo von 11 cm Rumpflänge aus FLEMMING'scher Lösung. *1* Keimepithel (primäres). *2* Eiballen, bestehend aus den Parenchymzellen, und zwar kleineren = Follikelzellen und größeren = jungen Oocyten in verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung. *3* Stärkerer Stromabalken mit Blutgefäßen, welche Blutkörperchen enthalten. Weiteres im Text. Aus W. NAGEL (493), Fig. 29, p. 47.

wie es bereits von WALDEYER beschrieben und abgebildet wurde (591, Taf. II, Fig. 11), bis in das Keimepithellager hinein. Die Kerne der größeren Zellen in den Eiballen, oder Eifächern (NAGEL) zeigen unzweifelhaft Bilder, die v. WINIWARTER's „noyaux dentobroques" und „leptotènes" entsprechen; in dem unteren Abschnitte der Figur sind einige Synapsis-Kerne bestimmt zu erkennen.

Zu den Arbeiten, in welchen die Veränderungen der Kernstruktur beim Menschen berücksichtigt ist, gehört auch die eingehende Darstellung WENDELER's (596). Vgl. daselbst Figg. 15, IV u. V, 16 und 17. In Fig. 16 werden Synapsisformen abgebildet, jedoch als zu Grunde gehende Eiformen gedeutet.

Ich muß bekennen, daß mir die Frage nach der Herkunft der Zellen der Markstränge und des Rete ovarii, wenn wir ein solches überall annehmen wollen, als noch näherer Prüfung bedürftig erscheint. Es wird mir wohl Jeder zugeben, daß die Annahme verschiedener zeitlich auseinanderliegender Etappen von Einwanderungen der Keimepithelzellen etwas Unwahrscheinliches hat; weitere Untersuchungen sind jedenfalls noch nötig. — HOLL hat s. Z. (423 I, p. 56) die Markstränge als Nebennieren-Rindensubstanz gedeutet. Dem kann man nicht zustimmen.

Es sei hierzu weiter bemerkt, daß, vgl. v. EBNER (665a p. 558), sehr verschiedene Bildungen in den Eierstöcken vorkommen, die den echten Marksträngen ähneln: Stränge des Rete ovarii, Stränge von Luteinzellen (interstitiellen Zellen TOURNEUX, Kornzellen HIS, s. vorhin), Zellstränge, welche aus den Luteinzellen atretischer Follikel hervorgehen und andere, welche aus den Epithelzellen solcher Follikel abstammen. Eine sorgfältige Erwägung ist also bei der Frage, ob irgend ein im Ovarium vorkommender Zellstrang ein Markstrang sei, durchaus erforderlich.

In Abschnitt IV: Gemeinsames für Spermium und Ei müssen wir zum Vergleich der Spermiogenese mit der Oogenese noch einmal auf das p. 362—369 Besprochene zurückkommen.

Ueber die Ausbildung der Follikel ist noch folgendes anzugeben: Nähert sich der Follikel seiner vollständigen Reife, so treten zwischen Cumulus oophorus und der Follikelwand zahlreiche Epithelvakuolen, d. h. nichts anderes als Herde neuer Liquorbildung auf, so daß dadurch die Verbindung des Eiepithels mit der übrigen Granulosa bis auf einzelne Zellstränge „Retinacula" (BARRY) gelöst wird. Hierdurch wird offenbar die Ausstoßung des Eies beim Follikelsprunge erleichtert. Ueber Liquorbildung und die CALL-EXNER'schen Körper vgl. noch SIMON (461b). Ueber GRAAF'sche Follikel, Membrana granulosa, Cumulus oophorus, Markstränge handeln CRETY (334), GASTEL (375), SCHOTTLÄNDER (544, 545), LACHI (M. 1888), LAULANIÉ (M. 1889), LEGGE (M. 1890) und SLAVJANSKI (M. 1908.)

Ovulation, Zusammentreffen von Spermien und Ei, ektopische Schwangerschaften, Corpora lutea. Um das Schicksal einer zu ihrer natürlichen Bestimmung gelangenden menschlichen und Säugetier-Eizelle bis zu Ende, d. h. bis zum Beginn ihrer Entwickelung zum Embryo zu führen, müssen wir noch auf den Vorgang der **Ovulation** eingehen; dabei sei in wenigen Worten der damit verknüpften Dinge, insbesondere der Bildung der gelben Körper, **Corpora lutea** gedacht.

Unter „Ovulation" versteht man den Austritt eines Reifeies aus dem eröffneten Follikel samt der Aufnahme desselben in den zur normalen Entwickelungsstätte, den Uterus, führenden Weg, in den Eileiter. Die Eröffnung der reifen Follikel wird gewöhnlich als „Follikelsprung" bezeichnet; doch ist es mir unwahrscheinlich, daß der Vorgang — Ausnahmen zugestanden — ein plötzlicher, sprunghaft ablaufender sei. Der am meisten vorragende Teil der Follikelwand verdünnt sich immer mehr, und man sieht auch bei guten Injektionspräparaten diese Stelle, Stigma, mit weniger Blutgefäßen durchsetzt. Steigert sich nun der Druck durch fortgesetzte Liquorbildung, so muß in der Regel an der genannten Stelle eine Eröffnung des Follikels, welche ganz allmählich erfolgen kann, stattfinden. Das nur noch an den schwachen Retinaculis hängende Ei tritt, vom Liquor getragen, heraus, und wenn sich die Tubenglocke an ihrem richtigen Platze, d. h. auf der Oberfläche des Ovarium befindet, so wird das Ei, welches, wie Versuche LODE's lehren, von der Kraft der Flimmerbewegung leicht bewegt werden kann, in die abdominale Tubenöffnung hineingetrieben. Es ist wahrscheinlich, daß die Fimbria ovarica (Fig. 138 *2*) hierbei eine Rolle spielt.

Nach den Befunden bei Tieren — ich verweise auf die sehr sorgfältigen Untersuchungen REIN's (M. 1276) — und nach den so zahlreich

vorkommenden Tubenschwangerschaften, wird als der normale Ort, an dem Eier und Spermien zusammentreffen und in welchem auch das Eindringen der Spermien in das Ovulum erfolgt, die Tubenampulle anzusehen sein. Dieselbe erscheint schon durch ihren Bau (Tubenlabyrinth) dazu besonders eingerichtet. Indessen kann nicht geläugnet werden, daß eine Befruchtung unter Umständen auch erst im Uterus erfolgt, oder schon, während sich das Ei noch auf dem Ovarium befindet. Ovarialschwangerschaften sind in hinreichender Zahl[1]) und genau genug beobachtet worden, um das letztere zu erweisen. Da bei diesen wiederholt die Untersuchung zu der Annahme führen mußte, daß das Ei den Anfang seiner Entwickelung in dem betreffenden Follikelraume genommen habe, so wird es wahrscheinlich, daß hie und da ein Reifei bei der Eröffnung des Follikels denselben nicht verläßt und innerhalb desselben befruchtet wird.

Unmittelbar nach der Entleerung des Follikels beginnt in seinen inneren Wandschichten ein Zellenwucherungsprozeß eigentümlicher Art, der an denselben Vorgang bei der Rückbildung der atretischen Follikel erinnert (s. p. 345 ff.) und schließlich zur Entstehung des Corpus luteum führt Im ausgebildeten Zustande ist das letztere ein rundlicher Körper, an welchem man einen weichen grauen durchscheinenden Kern und

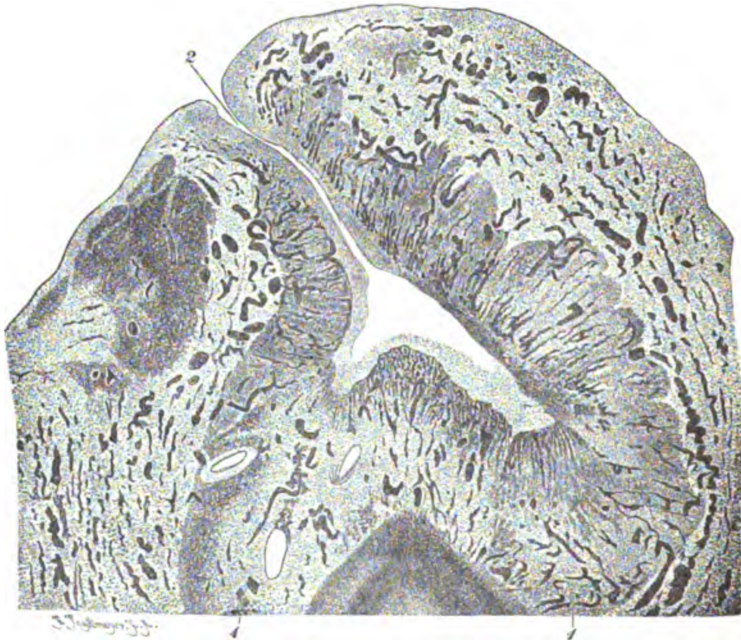


Fig. 145. Stück eines menschlichen Eierstockes mit einem kurz vor dem Tode des betreffenden Weibes geplatzten Eifollikel. *1, 1* Stark gewucherte Tunica interna folliculi mit zahlreichen Blutgefäßen. *2* Oeffnung des Follikels. Präparat der Berliner anatomischen Anstalt. Aus W. Nagel, l. c.

---

1) Vgl. die Mitteilung von Fyth in der Sitzung der Leipziger medizinischen Gesellschaft vom 11. November 1902; es werden 21 in der Litteratur nachgewiesene Fälle erwähnt. Vgl. auch Franz (370a).

eine dicke, beim Menschen braungelbliche, bei manchen Tieren ockergelb erscheinende Rindenmasse unterscheiden kann. Der Kern besteht aus zellenreichem jungen Bindegewebe mit Blutgefäßen, zuweilen auch aus Blutresten in der Form von Blutpigmentschollen oder Hämatoidin- (Bilirubin-) Krystallen (R. VIRCHOW). Diesem mischen sich Derivate degenerierter Zellen, verfettete Zellen, Fibrinfäden und andere gewebliche Umwandlungsprodukte zu. Die gelbliche Rinde besteht, neben einem meist feinfasrigen bindegewebigen Stroma, dessen stärkere Züge Blutgefäße führen, aus sehr charakteristischen, rundlich-polygonalen Zellen, den Luteinzellen; sie enthalten große rundliche Kerne mit Nucleolis und Kerngerüst, ferner ein Lipochrom, welches in feinen Körnchen das Protoplasma durchsetzt und dem Ganzen die charakteristische Farbe verleiht. Seit BISCHOFF's Untersuchungen wird darüber gestritten, woher diese Luteinzellen stammen. Auf der einen Seite steht unter den neueren Untersuchern SOBOTTA (558, 560, 562—564), der für die Maus und das Kaninchen, so weit ich an seinen eigenen Präparaten dies beurteilen konnte, einwandsfrei nachweist, daß die Luteinzellen von den Follikelepithelzellen abstammen. An SOBOTTA schließen sich STRATZ (569 u. 570) für Halbaffen und Insektivoren, VAN BENEDEN und HONORÉ (427 u. 428) für das Kaninchen und endlich VAN DER STRICHT (574 I, 574 III), der insofern eine vermittelnde Stellung einnimmt, als bei Vesperugo noctula auch die eigentümlichen, vorhin erwähnten Luteinzellen der Tunica interna des Follikels einen Teil der Luteinzellen des gelben Körpers erzeugen sollen. Diesen Angaben gegenüber behaupten J. G. CLARK (327), W. NAGEL (493) und BÜHLER (314), daß die Follikelepithelzellen zu Grunde gingen und die Luteinzellen von den ebengenannten eigenartigen Zellen der Tunica interna abstammten. Dem schließt sich auch STOECKEL an (567a). H. RABL (523a), der neuerdings mehrere junge menschliche Corpora lutea untersucht hat, konnte, da ihm die ersten Stadien fehlten, zu einer bestimmten Stellung nicht gelangen.

In Fig. 145, welche W. NAGEL nach einem im Berliner anatomischen Institute befindlichen Präparate hat zeichnen lassen, sieht man eine die Follikelhöhle zu innerst begrenzende dünnere Schicht, welche nur Gerinnselmassen und Reste der Membrana granulosa enthält; die darauf folgende dicke Schicht mit zahlreichen Blutgefäßen stellt die stark verdickte Tunica interna dar, in der man bereits große, den Luteinzellen ähnliche Zellen wahrnimmt. Das Präparat spräche also, was den Menschen anlangt, für die Ansicht CLARK's, NAGEL's und BÜHLER's, kann aber als einzelnes Stück nichts beweisen. Es ist auch nicht zu diesem Zwecke hier aufgenommen worden.

Daß bei ein- und derselben Bildung so differente Entstehungsweisen obwalten sollen, befriedigt nicht; weitere Untersuchungen werden abzuwarten sein.

Die Bedeutung der Corpora lutea ist noch nicht aufgeklärt. Vielleicht dienen sie anfangs dazu, die Masse des Ovarium wieder herzustellen. Nach einer von G. BORN aufgestellten Ansicht, die neuerdings durch FRÄNKEL und COHN (369c) gestützt worden ist, sollen sie durch eine innere Sekretion Stoffe in den Blutkreislauf gelangen lassen, welche auf die Befestigung des Eies im Uterus begünstigend einwirken.

Die gelben Körper erreichen eine verschiedene Ausbildung, jenachdem das ausgetretene Ei zu einer Schwangerschaft führt oder nicht. Im ersteren Falle werden sie größer und bleiben länger in ihrer ausgebildeten

Form erhalten, in letzterem gehen sie bald zu Grunde; an ihre Stelle tritt im wesentlichen in beiden Fällen ein festeres Bindegewebe, welches narbig einschrumpft: Corpora fibrosa albicantia. Als eine Abart derselben, Corpora fibrosa simplicia, bezeichnet H. Rabl diejenigen Restkörper, welche wesentlich nur aus dem eingeschrumpften Bindegewebskerne der Corpora lutea bestehen. Von „Corpora nigritia“ spricht man, wenn die Restkörper durch reichliches Blutpigment gefärbt erscheinen.

Es mag hier gleich die Besprechung der Beziehungen der Ovulation zur Menstruation mit einigen Worten angeschlossen sein. Daß die für gewöhnlich in 28-tägigen Zwischenräumen erscheinende Menstruation des menschlichen Weibes das Analogon der tierischen Brunst bedeutet, darüber besteht kein Zweifel. Bei den Tieren fallen nun Ovulation und Brunst stets zusammen; beim Menschen kann man es nur als Regel bezeichnen, daß die menstruelle Blutung mit der Eröffnung eines Follikels zusammentrifft. Sicher aber ist es, daß die Menstruation durch die Ovulation bedingt wird. Frauen, deren Ovarien nicht zur vollen Entwickelung kamen, oder angeboren gänzlich fehlten, oder denen sie operativ vollständig entfernt wurden, menstruieren nicht. Das Aufhören der Katamenien gegen Ende der vierziger Jahre bei den Frauen beruht auf dem Ausfallen der Ovulation. Vgl. hierzu Feis (639) und Loviot (670).

Eine letzte Frage, an die wir am besten an dieser Stelle herantreten, betrifft die Bestimmung des Zeitpunktes, wann ein Ei und welches Ei nach stattgehabtem Geschlechtsverkehr befruchtet wird? Wird das Ei befruchtet, welches sich während der Menstruation löste, die dem fruchtbaren Beischlafe vorausging, oder das Ei, welches der nächstfolgenden Menstruation angehört? Beide Ansichten haben ihre Vertreter und ihre Berechtigung, da, wie wir sahen, p. 207 ff. die Spermien sich lange im Innern der weiblichen Genitalien befruchtungsfähig erhalten können und da auch die reifen Eier nach geschehener Ovulation nicht sofort absterben, falls sie nicht befruchtet werden; bei Echinodermen bleiben sie allerdings nur kurze Zeit leben — s. w. u. —. Wielange ausgetretene unbefruchtete Eier von Säugetieren und vom Menschen leben bleiben, darüber wissen wir nichts Sicheres, ebensowenig über die aufgeworfene Befruchtungszeitfrage; infolgedessen kennen wir bis jetzt auch nicht die Dauer der Schwangerschaft auf den Tag genau; es bleibt in maximo immer ein Mondesmonat mehr oder weniger zweifelhaft. Ich begnüge mich hier mit diesem Wenigen und verweise für Weiteres auf P. Strassmann (709) und L. Gerlach (M. 1922). Ferner: Leopold (M. 1511), Veit (M. 3365), Mironoff (677), Steffeck (708), Sobotta (556) und Thayer (712).

Als besondere Arbeiten über das Corpus luteum seien noch angeführt: Belloy (286), Cornil (332), Doering (346), Gastel (375), Giacomini (379), Hölzl (426), Kreis (454), Luquet (468), Marshall and Ewart (472), Mingazzini (480), Paladino (512, 513), Prenant (520), Stoeckel (567a), Tait (576), Waldeyer (592) und Zschokke (611). Ein Teil dieser Arbeiten behandeln die Corpora lutea bei verschiedenen Wirbeltieren; sie werden in allen Klassen derselben beobachtet. Auf die im Erscheinen begriffenen Veröffentlichungen Bühlers wurde beim Abschnitte: „Rückbildung von Eiern“ hingewiesen.

Mehreiige Follikel und mehrkernige Eier. Schon S. 155 ist auf das Vorkommen mehreiiger Follikel und mehrkerniger Eizellen hingewiesen worden mit dem Bemerken, daß dieser Punkt im Anschlusse an die Oogenese besprochen werden solle. Sehen wir von älteren Beobachtungen ab, die sowohl bei Tieren wie beim Menschen gemacht worden sind, so heben sich unter den neueren Arbeiten insbesondere die Mitteilungen STÖCKEL's (567a) und H. RABL's (523c) heraus, welche Beide sowohl bei jungen geschlechtsreifen Frauen als auch (STÖCKEL) bei einem neugeborenen Mädchen zahlreiche Follikel mit mehreren Eiern darin, sowie auch Eier mit mehreren Kernen fanden. STÖCKEL spricht zur Erklärung dieser Befunde die Meinung aus, daß sich, da er keine Mitosen fand, die Oocyten, denn um solche mußte es sich nach dem sonstigen Verhalten der Eizellen und der Sachlage überhaupt handeln, noch amitotisch zu teilen vermöchten. Das würde aber die bisherige Lehre von dem Gange der Oocytogenese, der zufolge die Oocyten sich nicht mehr teilen, umstoßen. H. RABL zeigt nun im Anschlusse an SCHOTTLÄNDER (545) — und es sind auch BALFOUR (M. 1866) und E. VAN BENEDEN (288) (für die Chiropteren) zu nennen — daß es sich bei den zwei- und mehrkernigen Eiern um Verschmelzungsvorgänge von 2 oder mehreren Oocyten handelt, wobei er noch auf gleiche Beobachtungen von GÖTTE (M. 62 u. 63) und BLANC (293 u. 294) verweist. EISMOND beobachtete sogar noch eine nachträgliche Verschmelzung der Kerne (353 u. 354). Sehr einfach erklären sich die mehreiigen Follikel daraus, daß der Inhalt eines Eiballens nicht vollständig in Einzelfollikel zerlegt wird, wie SCHOTTLÄNDER (545) klar nachgewiesen hat.

Der Erklärung H. RABL's, betreffend die mehrkernigen Eier, schließen sich SCHWARZ und v. SCHUMACHER (549) an, während FALCONE (361) auf STÖCKEL's Meinung hinauskommt. Man kann übrigens auch annehmen, daß bei der regelrechten mitotischen Teilung von Oogonien die Zellteilung ausblieb und so eine 2-kernige Oocyte entstand. Die Sache hat auch für die Frage der Zwillingsschwangerschaften Interesse. Vgl. über mehrkernige Eier auch v. SKROBANSKY, Stzber. der Milit. mediz. Akad. zu St. Petersburg, 1901 (Russisch).

Zeitdauer und Perioden der Oogenese. Eine der wichtigsten bei der allgemeinen Darstellung der Oogenese zu besprechenden Punkte ist die Frage nach den Zeitverhältnissen derselben. Hierbei ist Verschiedenes auseinander zu halten. Wir haben schon gesehen, wenn wir uns der NUSSBAUM'schen Lehre von den Geschlechtszellen anschließen, daß die Oocyten wie die Spermiocyten streng genommen nicht datiert werden können, sondern daß die Geschlechtszellen der Metazoen eine ununterbrochene Kette bilden. Ferner sahen wir, daß bei Säugetieren nach v. WINIWARTER die ersten sicheren Ureier im Ovarium um die dritte Woche des fötalen Lebens auftreten. Wir dürfen sie auch wohl beim Menschen auf diese Zeit oder etwas später verlegen. Nun fragt sich weiter, wie lange treten neue Ureier im Ovarium auf? Ich habe mit Anderen die Meinung vertreten (591) und verteidige sie auch noch heute, daß mit dem Eintritte der Geburt, oder doch nur wenig später, die sämtlichen Oogonien, welche überhaupt bei dem betreffendem Individuum vorhanden sind und angelegt waren, sich in Oocyten I (Voreier) um-

gewandelt haben und nun nach und nach der Eireifung entgegengehen. So muß jetzt wohl, mit Rücksicht auf die Lehre von den Geschlechtszellen, meine damalige Behauptung gefaßt werden. Daraus ergiebt sich, daß gewisse Oocyten, d. h. diejenigen, welche erst mit dem Aufhören der Ovulation zur Reife und zum Austritte aus dem Follikel kommen, bis zu 50 Jahren alt werden könnten. Unter den Gegnern dieser Lehre ragt vor allen Paladino (509, 510, 511) hervor, welcher in einer Reihe von Abhandlungen die Ansicht vertritt, daß auch bei den Erwachsenen noch Ureier im Keimepithel entständen. Ich muß aber bemerken, daß ich durch seine Abbildungen und Argumente bis jetzt nicht überzeugt worden bin und befinde mich hier in Uebereinstimmung mit v. Ebner (665a), obwohl Letzterer die Möglichkeit, daß auch während der Geschlechtsreife beim Menschen Eier aus dem Keimepithel neu entstehen könnten, nicht ganz abweisen will und einige dafürsprechende Abbildungen giebt. Auch für Nagetiere will v. Ebner eine solche Spätbildung zugestehen. v. Winiwarter vertritt dagegen mit voller Schärfe den von mir eingenommenen Standpunkt. Ich verfüge nicht über neuere Untersuchungen auf diesem sehr schwierig zu entscheidenden Gebiete, darf aber wohl sagen, daß 1) die Lehre von der Kontinuität der Geschlechtszellen, die ich gern gelten lasse, der Spätneubildung von Eiern gewisse Schwierigkeiten in den Weg stellt und daß eine solche Neubildung 2) auch nach v. Ebner's Angaben, falls sie thatsächlich vorkäme, doch nur in beschränkter Ausdehnung nachgewiesen worden ist.

Eine weitere Frage ist, wie lange beim Menschen oder bei Tieren Follikel, bezw. die eingeschlossenen Oocyten zur Reife überhaupt gebracht werden? Beim Menschen ist als die Regel anzusehen, daß das etwa bis zum Ende der vierziger Jahre andauert; doch sind Fälle von längerer Dauer der Ovulation bekannt. (Amann [270].) — Endlich ist zu untersuchen, ob während der Dauer der Gravidität die Oocytenreifung gänzlich aufhört, wie das fast allgemein angenommen wird? Ich begnüge mich mit der Aufstellung der Frage und verweise auf die Mitteilungen von Cosentino (333) und Vitanza (588).

Ueber frühreife Eibildung beim Menschen handelt u. A. C. Hennig (407b). Man trifft auch nach meinen Erfahrungen in den Eierstöcken von Neugeborenen und jungen Kindern erbsengroße Follikel mit normal entwickelten Eiern. S. auch Stoeckel, p. 373.

2. Oohistogenese: Einzelnes.

Wir gehen nun noch in Kürze auf die Vorgänge der Dotter- und Hüllenbildung ein, soweit sie nicht schon zur Erledigung gebracht worden sind, da für die Sphärenapparate, Dotterkerne, Kerne und Kernkörperchen das Nötige bereits abgehandelt wurde.

Bei den Wirbeltieren tritt das Deutoplasma in Form von anfangs kleinen, später zu größeren zusammenfließenden Tröpfchen und Körnchen stets in der unmittelbaren Umgebung des Kernes auf; es ist in dem p. 271 beschriebenen Dotterkerne, in welchem diese Elemente zuerst erscheinen. Sie breiten sich von da, je nach dem Dotterreichtum, den das Ei erhalten soll, unter Zugrundegehen des Dotterkerns, im Eiprotoplasma immer weiter aus. Es darf angenommen werden, daß zuerst die Substanz des Dotterkerns das Material

für das Deutoplasma liefert, welches sie vielleicht in konzentrierter Form enthält. Woher nun der Dotterkern sein Material bezieht, ob direkt aus dem Protoplasma der Eizelle oder von außen her, sei es mit oder ohne Vermittelung des Zellkerns, ist noch nicht festgestellt.

Es ist klar, daß alles weitere Material des Deutoplasmas von außen her durch die Blutgefäße oder durch die Follikelzellen oder durch Leukocyten zugeführt werden muß. Es kommt darauf an, zu entscheiden, ob einer dieser Faktoren allein, oder ob sie zusammenwirken und weiterhin, ob schon fertige Dotterbestandteile von der Eizelle nur aufgenommen werden, oder ob sie das Rohmaterial in sich zu Deutoplasma verarbeitet. Das letztere ist nach Annahme der meisten Autoren das Wahrscheinliche, während KOHLBRUGGE (447d) sehr die Beihilfe des Follikelepithels betont, wobei aber doch eine Umarbeitung des aus zerfallenen Granulosazellen gewonnenen Materials seitens der Eizelle noch nötig wäre. Die Angaben von WETZEL über Pelias berus (599a) gehören gleichfalls hierher. Die Anteilnahme von Leukocyten als Materialzuträger ist in neuerer Zeit sehr zweifelhaft geworden. Ebenso zweifelhaft ist es noch, ob die aus dem Kern in das Eiprotoplasma übertretenden Bestandteile s. p. 284, etwas zur Dotterbildung beitragen.

Es sei an dieser Stelle aufmerksam gemacht auf eigentümliche, vielleicht vom Kern ausgehende chromatophile Körper im Dotter von Säugetiereiern, welche LÖWENTHAL zuerst nachwies (Internationale Monatsschr. f. Anat. und Physiol., Bd. VI, p. 110) und HOLL bestätigte. — Ueber das erste Auftreten von Nebendotterelementen in Oogonien berichten schon ROMITI (Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. X) und LÖWENTHAL, l. c..

Was die Histogenese des Kerns anlangt, so muß hervorgehoben werden, daß sein Gehalt an Nukleinkörpern sich erst mit fortschreitender Entwickelung wesentlich ausbildet, und daß diese nicht im Dotter vorgebildet sind, welcher nur Paranukleinkörper enthält (KOSSEL, LIEBREICH's Encyklopädie der Therapie, 1898).

Die Dotterhaut, Membrana vitellina, ist eine echte Zellenmembran, und wir wissen so viel und so wenig über ihre Bildung wie über die der Zellhäute überhaupt; hierzu sei auf die Abhandlung F. E. SCHULZE's, Biolog. Centralblatt, 1896, B. 16, p. 849 verwiesen.

Schwierig ist die Herleitung und Histiogenese der Zona radiata. Nach der Ansicht der Meisten soll sie dem Ei von außen und wahrscheinlich vom Follikelepithel her angebildet werden und ist sie hier deshalb auch zu den sog. „fremden Hüllen“ gezählt worden (p. 225, 226, 227). Auch R. HERTWIG stimmt dem in den von ihm bearbeiteten Abschnitten dieses Kapitels bei. Ich selbst neige neuerdings der Meinung zu, daß man ihre Bildung doch auf das Ooplasma zurückführen müsse, in dessen äußerster Lage sie zuerst in Form kleiner, radiär gestellter Stäbchen erscheint, s. p. 289/290. Die Zona pellucida der Säugetiere (s. p. 291) wäre den Angaben von RETZIUS und v. EBNER zufolge ein Mischprodukt. Ueber alles weitere, die Bildung von Eihüllen der Wirbeltiere betreffende ist schon p. 287—333 gehandelt worden.

3. Oogenese und Oophorogenese der übrigen Vertebraten.

I. **Acrania.** Ueber die Bildung der weiblichen Gonaden und der Eier bei Amphioxus haben uns Boveri (621) und Legros (667c) Aufschluß gegeben. Die Gonaden stellen doppelreihig symmetrisch und segmental alternierend gelegene Säckchen dar, die aus dem Cölomepithel ihren Ursprung nehmen. Man sieht hier an der vorderen Urwirbelwand in diesem Epithel einige größere Zellen erscheinen, die wir als „Ureier" ansprechen dürfen (s. p. 235). Aus einer regen Vermehrung dieser Zellen entsteht ein hinter das Cölomepithel sich verschiebender Zellenhaufen, der bald eine Höhlung erhält. Die mediale Wand des so hergestellten Säckchens: „Genitalsäckchen" oder „Genitalkammer" im allgemeinen, „Ovarialsäckchen", „Ovarialkammer" für die ♀ Tiere, schwindet später und es bildet hier das Cölomepithel den Ersatz. An der lateralen Wand geht die Vermehrung der Zellen weiter, wobei sich die Wand auch einfaltet. Während ein Teil der Zellen zu Eiern, Oocyten, heranwächst — die Detailvorgänge sind noch nicht bekannt — bleiben andere in abgeplatteter Form um die Eier als deren Follikelepithel erhalten. Mit zahlreichen weiten Blutgefäßen tritt auch mesenchymatöses Gewebe an die Kammern heran. Die Eier werden in den medialwärts anliegenden Peribranchialraum entleert und gelangen von diesem durch den Abdominalporus (Porus branchialis) nach außen (p. 293).

II. **Cyclostomata.** Die Ovarien der Petromyzonten und Myxinoiden erscheinen als lange, gefaltet bandartige und unpaare Organe, welche bei Petromyzon durch eine Peritonäalfalte Mesovarium, an der dorsalen Fläche des Darmes befestigt sind und in der Mittellinie liegen. Dieselben sind vom Cölomepithel überzogen, in welchem auch die „Ureier" angetroffen werden. Die reifenden Eier liegen, von einem wohlausgebildeten Follikelepithel in gewöhnlicher Weise umgeben, in den Ovarien dicht gedrängt. Sie treten in die Bauchhöhle aus und werden von dieser durch die beiden Pori genitales in den Sinus urogenitalis und von diesem aus durch die hinter dem After auf der Urogenitalpapille befindliche Oeffnung nach außen entleert. Bei den Myxinoiden, wo wir ein Mesenterium haben, liegt das ebenfalls gefaltete bandförmige Geschlechtsorgan an der rechten Seite des Mesenterium und ist an diesem befestigt. Es besteht hier in der Regel ein sehr merkwürdiger Hermaphroditismus, indem zuerst bei ein und demselben Tiere im distalen Abschnitte Samen und später im proximalen Eier erzeugt werden. Doch kommen auch weibliche und männliche Individuen vor. Die Geschlechtsprodukte gelangen wie bei Petromyzon in die Bauchhöhle und von da in einen Endabschnitt, Sinus urogenitalis, derselben, in die auch die beiden am Ende vereinigten Ureteren münden. Der Sinus mündet alsbald durch eine unpaare, als „Porus abdominalis" bezeichnete Oeffnung hinter dem After aus.

Ueber die noch unreifen Oocyten von Petromyzon Planeri macht neuerdings Lubosch (466d) einige bemerkenswerte Angaben. An der Keimbläschenmembran liegen kleine Chromatinkörnchen, von diesen gehen feine, netzartig verbundene Fäden aus, welche andererseits mit

einem centralwärts gelegenen ungeheuren Nucleolus in Verbindung stehen, an seiner Oberfläche eine besondere zarte Lage bilden, aber auch in sein Inneres zu einer vakuolenförmig erscheinenden Substanz treten. Hämatoxylin färbt alles, Thionin, ohne jede Differenzierung angewendet, nur den Nucleolus und die Körnchen an der Peripherie; die vakuolenartigen Einschlüsse des Nucleolus und das Netzwerk bleiben ungefärbt. Kombination von Eisenhämatoxylin mit Pikrorubin färbt Fäden und Einschlüsse rosa, den Nucleolus schwarz. So bleibt nun die Struktur des Keimbläschens während der mehrere Jahre dauernden Eireifung unverändert! Bekanntlich laicht Petromyzon nur einmal und geht dann zu Grunde. Vgl. noch das p. 297 Angegebene. LUBOSCH macht darauf aufmerksam, daß die Petromyzonten-Eier sonst den Amphibieneiern nahe stehen, sich aber durch die Dauer ihrer Reifung und die nur einmalige Ablage unterscheiden; er erblickt einen Zusammenhang zwischen dem differenten Verhalten des Keimbläschens bei beiden Tierklassen und diesen verschiedenen biologischen Faktoren. S. p. 366.

III. **Selachier.** Die Eierstöcke der Selachier erscheinen bei ihrem ersten Auftreten als eine Peritonäalfalte, deren Epithel sich durch erheblichere Größe und deutliche Cylinderform der Zellen nebst dem Auftreten von Ureiern darin (s. p. 235, 236 und Fig. 61) wie ein Keimepithel verhält. Bei einigen Arten, wie bei Scyllium, nimmt das Epithel nur auf der einen, und zwar der lateralen Seite den Keimepithelcharakter an. Das Stroma der Falte gehört dem bindegewebigen Grundgewebe der Serosa an und ist stark ausgebildet.

Die voll entwickelten Eierstöcke sind kompakte Körper, verhältnismäßig klein. Sie liegen in der Abdominalhöhle weit nach vorn dicht unter dem Herzen; bei einigen Species, Scyllium, Galeus u. a., ist nur das rechte Ovarium voll entwickelt, das linke oft gänzlich zurückgebildet. Da die Eier nur in geringerer Zahl jährlich zur Ablage kommen, aber alle Zwischenstufen in der Heranreifung der meist großen Eier vertreten sind, so haben die Ovarien durch die verschieden stark vorspringenden Follikel ein ungleichförmig traubiges Aussehen, ähnlich wie bei den Vögeln. Die Eier werden von den beiden Eileitern durch eine diesen gemeinsame abdominale Mündung aufgenommen und gelangen bis zu der etwa in der Mitte der Gänge gelegenen Schalendrüse, wo sie mit der Hornschale versehen werden, falls solche vorhanden ist, und nun in den uterinen Abschnitt kommen. Hier entwickeln sich bei den lebendig gebärenden Haien die Embryonen. Beide Ovidukte münden mit einer gemeinsamen Oeffnung in die Kloake aus. Die Befruchtung findet, wie bei den Vögeln, im Ovidukt statt.

Eine sehr bemerkenswerte Ausnahme finden wir bei dem großen Grönland-Hai, Laemargus borealis, indem nach W. TURNER's Befunden (A contribution to the visceral anatomy of the Greenland Shark [Laemargus borealis], Journ. of Anatomy and Phys., Vol. VII, p. 233, 1873 and Vol. VIII, p. 285, 1874) hier bei beiden Geschlechtern keine besonderen Geschlechts-Ausführungsgänge vorhanden sind; Eier wie Spermien gelangen in das Cölom und werden durch zwei Pori abdominales entleert.

IV. **Dipnoi.** Die Ovarien der Dipnoer sind doppelseitige, sich lang in der Bauchhöhle hin erstreckende Organe, zur Zeit der Geschlechtsreife mit zahlreichen, denen der Anuren ähnlichen, jedoch

größeren rundlichen Eiern besetzt. Bei Ceratodus (R. Semon 551) ist das Ovarium in zahlreiche Falten gelegt; auf dem Durchschnitte sieht man eine Art Marksubstanz und Rindensubstanz, in welcher letzteren die jungen Eier lagern. Vgl. ferner A. Günther, Description of Ceratodus, Philos. Transact. London 1872, Vol. 161. — An der medialen Seite jedes Eierstockes verläuft ein geschlängelter Ovidukt mit abdominaler Oeffnung am oberen Ende. Ueber Protopterus handelt W. N. Parker, On the Anatomy and Physiology of Protopterus annectens, Transact. R. Irish Acad., Vol. XXX, P. 3, 1892, and Proceed. Royal Soc. London, 1891. Ueber Lepidosiren J. Hyrtl, Lepidosiren paradoxa, Abhandl. der Königl. Böhm. Ges. d. Wissensch., Prag 1845, und E. Ehlers, Zur Kenntnis der Eingeweide von Lepidosiren, Nachr. d. Königl. Ges. d. Wiss. in Göttingen, Math.-phys. Klasse, 1895. Es ist hier einige Litteratur mitgeteilt worden, weil die in den gangbaren Handbüchern vorhandenen Mitteilungen nur sehr kurz sind.

V. **Ganoidei.** Das äußere Aussehen der Eierstöcke ist sehr verschieden bei den einzelnen Abteilungen. Die Sturionen mit ihren großen Mengen von Eiern haben breite, plattenförmige, stark in Falten gelegte Ovarien, die dicht mit den verhältnismäßig kleinen Ovula besetzt sind, welche zunächst in die Bauchhöhle und von da in einen ziemlich kurzen Ovidukt gelangen.

Bei Lepidosteus ist der Eierstock klein, walzenförmig, mit rundlichen verjüngten Enden. Er stellt wie bei den meisten Teleostiern einen Hohlsack vor, an dessen Innenfläche die Eier liegen, die sich durch einen direkt von der Höhlung des Eierstockes nach außen führenden Ovidukt entleeren. Auch die erste Entwickelung des Ovarium schließt an die betreffenden Teleostier an. Wir finden im Cölom eine Falte erhoben, die auf ihrer lateralen Seite ein Keimepithel mit Eibildung trägt; ein geschlossener Sack bildet sich erst sekundär, wie es scheint, in ähnlicher Weise wie bei den meisten Knochenfischen aus. Vergl. die Angaben von F. M. Balfour und W. N. Parker, On the structure and Development of Lepidosteus. Philos. Transact. of the Royal Soc. London, P. II, 1882. Amia schließt sich bezüglich der Ausfuhr der Eier an die Sturionen an.

Bezüglich der Oogenese liegen, so weit wir wissen, dieselben Verhältnisse vor wie bei den Teleostiern und Amphibien.

VI. **Teleostei.** Es kommen bei den Knochenfischen zwei Zustände vor. Niedere Formen werden durch die Salmoniden, Muraenoiden und wenige andere Arten gegeben. Hier sind die paarigen Eierstöcke lang sich durch die Bauchhöhle erstreckende bandförmige Organe, die gefaltet oder an der eibildenden lateralen Fläche mit Platten besetzt sind. Diese Fläche zeigt ein gut ausgebildetes Keimepithel; die Eier gelangen in Follikel, die bei völliger Ausbildung sich gestielt aus dem Ovarium herausheben. Durch Eröffnung der Theca folliculi werden die Eier in die Bauchhöhle befördert und dann durch den Porus abdominalis entleert.

Bei den höheren durch die meisten Teleostier repräsentierten Formen besteht bei der ersten Entwickelung derselbe Zustand, wie bei den niederen; sekundär wird durch furchen- oder rinnenförmige

Austiefung der Platte und Verwachsung der Ränder unter sich und mit der Cölomwand die Eierstocksanlage in einen Sack verwandelt, der an seinem distalen Ende sich in einen kurzen Gang, den Ovidukt, fortsetzt, durch den die Eier entleert werden. Beide Ovidukte vereinigen sich mehr oder weniger nahe an der unpaaren, zwischen After und Harnröhrenmündung getrennt gelegenen Ausmündung, Genitalporus. In anderen Fällen münden Harn- und Geschlechtswege gemeinsam (Kloake). Es bestehen allerlei Varianten in der Ausbildung des Eisackes und in der Größe der eibildenden Fläche, die mehr oder weniger vom Umfange des Sackes einnehmen und in Queroder Längsfalten und sonstige Vorsprünge gelegt sein kann. Die eibildende Fläche, die bei der ersten Anlage des Eierstockes nach dem offenen Cölom hin gewendet war, kehrt sich später, wie unmittelbar aus dem Gesagten hervorgeht, dem Binnenraum des Eisackes zu. Die Eier sieht man unter den die innere Sackwand auskleidenden Zellen in Form der früher beschriebenen Ureier zuerst erscheinen. Bisher nahm man, wie für alle Wirbeltiere, an, daß sie weiter entwickelte derartige Zellen, Keimepithelzellen, wären. Nunmehr kommt gerade für die Knochenfische die Frage nach den „Geschlechtszellen" im Sinne NUSSBAUM's in Betracht. Bei der großen Menge von Eiern, welche viele Knochenfische jährlich hervorbringen, müßte man annehmen, daß die Ureier, Oogonien, sich in Jahresschüben unter starker Vermehrung in Oocyten umwandeln. Im Uebrigen werden die Oocyten, wie bei den Vertebraten sonst, mit einem Teile des begleitenden Epithels, Follikelepithels, in Follikel eingeschlossen und machen darin ihre weitere Entwickelung durch.

Bei vollendeter Eibildung einer Laichperiode ist der ganze Hohlraum des Sackes mit Eiern straff gefüllt und die Eierstöcke erscheinen fast wie dicht zusammengepackte Eimassen, da die Eier, zumal bei den lebhaften Farben, die sie vielfach zeigen, durch die dünnen Wandungen hindurchschimmern: Rogen.

Bei einigen Teleostiern (Zoarces, Anableps) besteht innere Befruchtung, welche ebenso wie die Entwickelung der Embryonen in der Eierstockshöhle stattfindet.

Bemerkenswert sind hermaphroditische Geschlechtsdrüsen, welche sich bei Serranus und Chrysophrys regelmäßig, beim Karpfen und einigen anderen Arten hin und wieder finden. Bei den beiden erstgenannten Arten liegt der Hoden in der Wand des Eierstockes.

Ueber die Entwickelung des Eierstockes der Teleostier und die Deutung seines Ausführungsganges vergl. WALDEYER (591) und insbesondere BROCK (Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische, Morphol. Jahrbuch, Bd. IV, p. 505, 1878) sowie die Darstellung GEGENBAUR's (Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, II, Leipzig, 1901). Auf die Eientwickelung selbst gehen näher ein JUNGERSEN (M. 2916) und SCHNEIDER (543 I u. II).

VII. **Amphibia.** Die Entwickelung des Eierstockes der Amphibien ist in ihren Grundzügen bereits angegeben worden. Ueber die Entwickelung der Eier giebt BOUIN (301 u. 302) die neuesten Angaben. Wie bei den übrigen Vertebraten sieht man die Ureier, Oogonien, zunächst in dem die jungen Gonaden überkleidenden Cölomepithel

(Keimepithel) liegen; sie vermehren sich durch Teilung und die Teilprodukte bleiben zu Ureinestern meist zusammenliegen. Eine Zelle eines solchen Nestes wird in der Regel zu einer weiter ausreifenden Oocyte, während die anderen degenerieren und wahrscheinlich für die heranwachsende Oocyte Nährmaterial abgeben (nutrimentäre Eibildung, KORSCHELT-HEIDER). Die Keimepithelzellen liefern das Follikelepithel. Die Reifungserscheinungen werden eingehend im folgenden Kapitel (Eireifung und Befruchtung) beschrieben; ich will nur erwähnen, daß bald nach FLEMMING's Entdeckung der Gerüststränge (s. p. 262) bei Amphibien, dieselben auch von K. RABL (M. 449, 450) bei Proteus aufgefunden worden sind. Ueber die Häute der Amphibieneier s. p. 288 und 310.

VIII. **Reptilia.** Die erste Anlage der Reptilieneierstöcke geht gleichfalls vom Cölomepithel aus, welches mit dem unterliegenden Stroma, ähnlich wie bei den Vögeln, sich zu beiden Seiten des Mesenterium zu einem verdickten Streifen und bald zu einer höheren Leiste erhebt (s. Fig. 146). Das Keimepithel erscheint als verdicktes Cölomepithel und in dem Keimepithel zeichnen sich bald einzelne Zellen durch Größe und kugelige Form aus — s. a. Fig. 62, p. 236. Auch dicht unterhalb des Keimepithels werden diese auffallenden Zellen gefunden, die wir bis auf weiteres als „Oogonien" nehmen. Hoden- und Eierstocksanlage sind anfangs gleich. In beide sollen nun nach BRAUN Urnierenstränge hineinwachsen, vergl. das darüber p. 361 Gesagte. Jedenfalls beteiligen sich diese fraglichen Stränge nicht bei der Oogenese. Die Follikelbildung vollzieht sich so, wie sie vorher im allgemeinen geschildert wurde. Sehr auffallend sind die bei älteren Follikeln auftretenden großen Zellen im Follikelepithel zwischen den gewöhnlichen, wie sie schon bei Selachiern (Fig. 105 D) p. 289 abgebildet und vorhin besprochen wurden; man wird wohl in ihrer Beanspruchung als „Nährzellen" nicht fehl gehen. Die weiteren Veränderungen der Eizelle bei ihrer Ausreifung sind nach den Angaben von Mlle LOYEZ (466b), s. p. 263, ähnlich, wie sie vorhin (p. 365) kurz geschildert wurden.

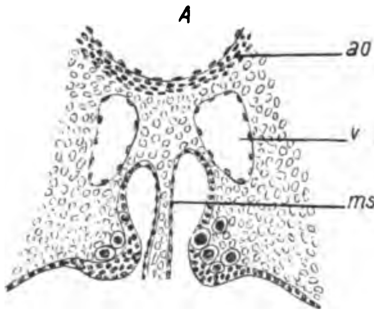


Fig. 146. Durchschnitt der Keimdrüsenanlage eines Embryo von Lacerta agilis. *ao* Aorta, *v* Cardinalvene, *ms* Mesenterium. Zu beiden Seiten auf dem Urnierenpolster die Durchschnitte der an der Kante vorspringenden Genitalleisten. Verdicktes Keimepithel, darin und darunter Geschlechtszellen, entweder Ursamenzellen oder Ureier. Nach M. BRAUN (M. 2899). Aus KORSCHELT-HEIDER (666a), Fig. 193 A. p. 337.

IX. **Aves.** Die erste Anlage der Vögelovarien erscheint ganz so, wie sie eben für die Reptilien dargestellt worden ist, und vollzieht sich auch die Ei- und Follikelbildung in gleicher Weise; nur fehlen die eben

genannten großen Zellen. Eine Beteiligung von Urnierensträngen (Sexualsträngen) ist für die Oogenese auszuschließen. Ueber die Bildung der Membranen ist p. 288 und 319 gehandelt worden.

Die Kerndifferenzierung während des Heranwachsens der Oocyten bei den Vögeln beschrieb zuerst eingehend HOLL (M. 1976); es sei hier erwähnt, daß er sowohl den Dotterkern wie die Veränderungen des Kerngerüsts, insbesondere auch die FLEMMING'schen Gerüststränge, genau schildert. Weiteres darüber giebt, wie wiederholt erwähnt, das nächste Kapitel.

Bei Reptilien (Schlangen und zuweilen auch bei Sauriern) ist oft der linke Eierstock rudimentär entwickelt; umgekehrt pflegt (mit wenigen Ausnahmen, Schwimmvögel, Habichte) bei den Vögeln der rechte Eierstock zu schwinden. Nach E. VAN BENEDEN (574 I, p. 40) liefert bei der Gattung Rhinolophus (Cheiropteren) nur der rechte Eierstock reife Follikel und Eier. S. auch p. 377, Selachier.

4. Oogenese und Oophorogenese der Evertebraten.

I. Bei den **Poriferen** ist die diffuse Eibildung vertreten, indem die Oogonien (Ureier) — s. Fig. 59, p. 233, 234 — bei vielen Species in der mittleren mesenchymatösen Körperschicht überall verteilt gefunden werden. Ihre Gestalt läßt annehmen, daß sie zu amöboiden Bewegungen fähig sind. DENDY (Studies on the comparative Anatomy of Sponges, Quart. Journ. micr. Science, Vol. XXXV, 1893) hat angegeben, daß sie auf diese Weise in die epithelialen Einströmungskanäle des Schwammkörpers eindrängen und dort durch die mit dem einströmenden Wasser zugeführten Spermien befruchtet würden. Sie müssen aber wieder in das Mesenchymgewebe zurückwandern, denn ihre Weiterentwickelung erfahren sie dort. Bei manchen Arten findet man sie von großen und zum Teil mit körnigem Material gefüllten, wahrscheinlich mesenchymatösen Zellen wie von einer Membrana granulosa umlagert — das Wort „Follikelepithel" möchte ich hier lieber vermeiden — und sieht dann zahlreiche glänzende, kugelige Dotterkörper im heranwachsenden Ooplasma auftreten. Hellere Außenschichten in Form einer „Crusta" (F. EILH. SCHULZE, l. c. p. 375) sind wohl beobachtet und abgebildet worden, z. B. bei Plakina trilopha, jedoch keine Membranbildung im strengen Wortsinne. Die Reifeerscheinungen sind noch nicht genau studiert. Richtungskörper sind beobachtet worden.

Es zeigen sich außer diesen Uebergängen zu follikulärer Eibildung auch solche zu lokalisierter, indem, wie bei Plakina monolopha, die Geschlechtsprodukte nur in einer bestimmten Körperregion angetroffen werden, bei anderen Formen (Aplysilla und Euspongia) gruppenweise zusammenliegen.

II. Die zahlreichen, insbesondere von WEISMANN (Ueber den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden, Zool. Anz., Bd. III u. IV, 1880, 1881, und „Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydroiden." Bd. IV, Jena 1883) ausgeführten Untersuchungen an **Cölenteraten** haben ergeben, daß auch hier zum Teil noch eine diffuse Eibildung vorhanden ist, so bei den Hydroidpolypen. Die Ureier, vergl. das p. 233 und 234 Gesagte, zeigen sich als hüllenlose Zellen sowohl im

Ektoderm, wie im Entoderm, sollen aber später zu einer „Reifungsstätte“ (WEISMANN), der weiblichen Gonade, hinwandern. Uebrigens ist von verschiedenen Beobachtern bald das Ektoderm, bald das Entoderm als das Keimblatt, in welchem man die Oogonien zuerst auftreten sähe, genannt worden. Die merkwürdigen Wanderungen junger Eizellen bei den Cölenteraten sind unter anderen von HARTLAUB (Ueber die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLI, 1884) bei Obelia und von CHUN bei ben Siphonophoren (Die Siphonophoren der Plankton-Expedition, Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. II, 1897) beobachtet worden; vergl. auch die bestätigenden Angaben von BROOKS und CONKLIN (On the structure and development of the Gonophores of a certain Siphonophore. John Hopkins Univers. Circ., Vol. X, 1891).

Andere Cölenteraten haben lokalisierte Gonaden, so unter dem Schirme an der Magenwand oder an den Radiärkanälen. Die Hydromedusen und Siphonophoren zeigen die Keimzellen zuerst im Ektoderm, die Scyphomedusen und Anthozoen im Entoderm. Bei den Scyphomedusen gelangen die herangewachsenen Oocyten, unter Durchbrechung der betreffenden Gonadenwand, in den Gastrovasculararraum und werden durch die Gastralöffnung (Mundöffnung) entleert.

Bei den Anthozoen, wo wir durch die Brüder HERTWIG („Die Aktinien“ und „Der Organismus der Medusen“, Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XIII, 1879, und Denkschr. d. Med.-naturw. Gesellsch. in Jena, Bd. II, 1880) genauere Auskunft über die Oogenese erlangt haben, rücken die heranwachsenden Oocyten aus dem Entoderm in das unterliegende mesenchymatöse Gewebe der „Stützlamelle“ hinein, wobei sie jedoch durch einen stielförmigen Fortsatz mit der freien Oberfläche des Gastralentoderms in Verbindung bleiben; wir dürfen hierin eine Ernährungsvorrichtung erblicken.

Die verschiedenen, einander entgegengesetzten Angaben über die Enstehung der Keimzellen bei den Cölenteraten, entweder Ektoderm oder Entoderm, erklären sich wohl am einfachsten daraus, daß man mit MAAS (Die Medusen, Reports on an exploration of the West coast etc., Memoirs of the Museum of Comp. Zool. Harvard Coll. Boston Mass., Vol. XXIII, 1897) auf Geschlechtszellen im Sinne NUSSBAUM's zurückgeht. S. w. u.

Für die weiteren Stadien der Oogenese bei den Cölenteraten ist folgendes anzumerken: Bei den Hydroidpolypen bilden sich Zellen, welche anfangs den Oogonien ähnlich sehen, zu „Nährzellen“ aus, die die Oogonien und später die Oocyten, ohne besondere Follikel zu bilden, dicht umgeben. Unterschiede zwischen den jungen Eizellen und deren Nährzellen zeigen sich vor allem im Kern, welcher bei der Eizelle größer, chromatinärmer und dadurch heller wird. DOFLEIN und LABBÉ haben auch eine phagocytische Einverleibung der Nährzellen in die Eizelle nachgewiesen, wie es jüngst KOHLBRUGGE (l. c. p. 255) als ein allgemeines Vorkommnis bei der Oogenese ansehen will. DOFLEIN (Die Eibildung bei Tubularia, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXII, 1896) nahm hierbei Eizellen und Nährzellen noch als gleichwertige Zellen, so daß die fertige Oocyte als ein Plasmodium anzusehen wäre. Dieser plasmodiale Zustand ist aber

nur etwas Vorübergehendes, denn später schwinden die Kerne der Nährzellen, die sich anfangs noch unter der Form der „Pseudozellen“ erhalten (s. p. 256), und nur der eine heranwachsende Kern der Eizelle bleibt. Eine gleiche Erscheinung treffen wir bei vielen Plattwürmern, s. w. u.

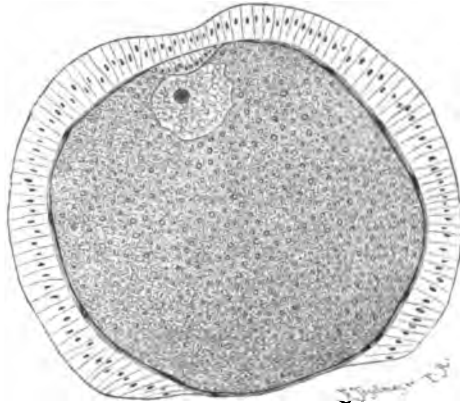


Fig. 147. Aeltere Oocyte von Adamsia rondeleti. Im Ooplasma Dotterelemente. Um das Ei eine dünne bindegewebige Follikelwand, darauf die aus cylindrischen Zellen bestehende Entodermlamelle. Dicht oberhalb des Keimbläschens eine besondere Lage cylindrischer Zellen, das „Zellenpolster“. Originalfigur nach KORSCHELT-HEIDER (666a), Fig. 202 B, p. 347.

Interessante Bildungen sind die sogenannten „Zellenpolster“ der Cölenteraten (s. Fig. 147), wie sie von den Brüdern HERTWIG (l. c.), CLAUS (Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung der Medusen, Prag und Leipzig 1883) und KORSCHELT beschrieben wurden; man muß dieselben als „Nährzellen“ ansehen. Beachtenswert ist, daß sich das Keimbläschen in der Nähe dieses Polsters hält.

Ueber die specielle Ausbildung der Dotterelemente (siehe Fig. 147) und die Umformungen des Keimbläschens bei den Cölenteraten ist nichts Näheres bekannt.

III. **Würmer.** In dem großen und mannigfach gegliederten Tierkreise der Würmer wiederholen sich dieselben Abstufungen in der Entwickelung der Gonaden, wie bei den Cölenteraten. Während bei gewissen acölen Turbellarien, bei den Polycladen, selbst bei einzelnen Anneliden und anderen Sippen eine lokalisierte Eibildung vermißt wird, und die Eier bei ihrem ersten Auftreten entweder diffus im Körperparenchym oder im Darmepithel zerstreut gefunden werden, bilden sich bei der Mehrzahl der Würmer verschieden geformte Eierstöcke aus. Sehr bemerkenswert ist dabei die Entstehung der Gonaden und Eier vom Peritonäalepithel, wobei sie segmentweise gelagert sind. Es bestehen hierin Anlehnungen an die Vertebraten. Die überwiegende Mehrzahl der Anneliden zeigt diese Oophoro- und Oogenese; in der einfachsten Form die Polychäten, weiter ausgebildet Bryozoen, Oligohäten und Hirudineen.

Bei den Polychäten z. B. sieht man zur Brunstzeit segmental an Stelle der gewöhnlichen flachen Cölomepithelzellen an einer umschriebenen Partie größere rundliche Zellen, zu einem sogenannten Keimlager vereinigt, auftreten. Die Zellen wachsen heran, ihr Protoplasma füllt sich mit Dotterbestandteilen, sie lösen sich ab und fallen frei in die Bauchhöhle, wo sie erst ihre letzten Reifungsveränderungen durchmachen.

Bei den höheren Anneliden bilden sich zum Teil verwickelt gebaute Ovarien aus. In solchen Ovarien, die gewöhnlich schlauchförmig gebaut sind, stellt das blinde Ende und der daran stoßende nächste Abschnitt das „Keimlager“ oder „Keimpolster“ dar. In diesem

liegen die jungen Eizellen so dicht gedrängt, daß man sie vielfach als ein Syncytium aufgefaßt hat, welche Auffassung jedoch berechtigten Zweifeln begegnet; ich mußte seiner Zeit (592) diese Frage unentschieden lassen. Fig. 148 von Canthocamptus staphylinus (Copepoda), s. folg. Seite, kann zur Verdeutlichung der Vorgänge bei den Anneliden herangezogen werden. Das blinde Ende des länglich-sackförmigen Eierstockes liegt in der Figur nach links-oben dicht unter dem mit *g* bezeichneten Gelenk zwischen Cephalothorax und erstem freien Thorakalringe; man sieht hier 5 dunkel gezeichnete Kerne; die Grenzen der dazu gehörigen Zellen sind nicht mitgezeichnet. Nach V. HAECKER sieht man selten Teilungsfiguren in dieser mit ***Kp*** bezeichneten Region; er nimmt nichtsdestoweniger an, daß hier zur Zeit der beginnenden Eibildung lebhafte Teilungsvorgänge stattfinden müßten, von denen man nur deshalb so wenig wahrnehme, weil sie periodisch und alle auf einmal rasch abliefen. Darauf kommt in der Figur die Zone ***ur***, in der sich größere ruhende Kerne befinden; auch hier sind die Zellumrisse nicht dazu gezeichnet, wohl aber in der folgenden mit ***sy*** bezeichneten „Synapsiszone". Außer der Synapsis-Lagerung der dunklen Kerne findet man hier nach HAECKER gelegentlich Teilungsfiguren, während solche in dem ganzen folgenden Abschnitte, von dem Bezirke ***eim*** an, fehlen und nur Wachstumserscheinungen, neben einigen gleich zu beschreibenden Aenderungen an Kern und Kernkörperchen, zu beobachten sind. Links von den Zellen *ab* beginnt der Eileiter, Ovidukt.

Dürfen wir HAECKER zustimmen, so muß man die Zellen in ***Kp***, ***ur*** und ***sy*** als Oogonien, Ureier ansehen und alle drei Abschnitte zusammen als „Keimzone", wie dies auch KORSCHELT und HEIDER thun; der ganze übrige Abschnitt mit dem Ovidukt enthielte dann die

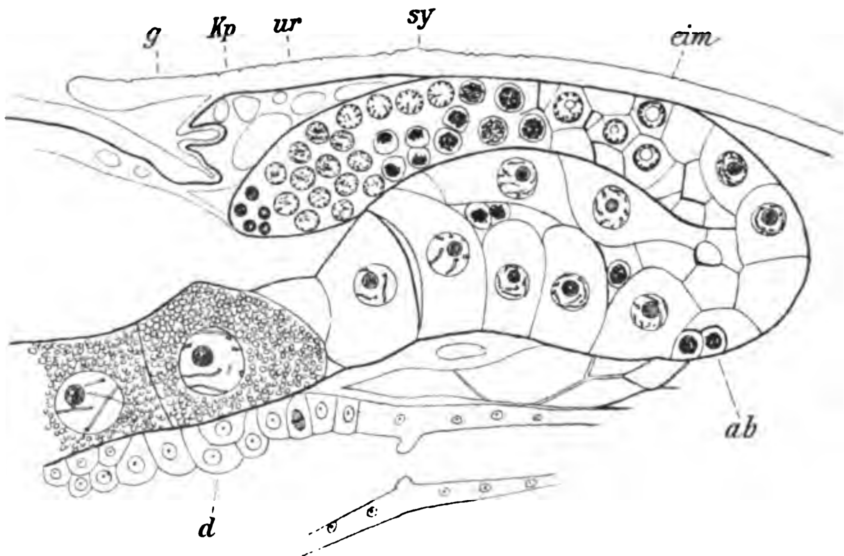


Fig. 148. Längsschnitt durch das Ovarium von Chanthocamptus staphylinus. S. Fig. 60 und Text.

Oocyten und repräsentierte die Wachstumszone; auch die Reifeteilungen finden bei den Copepoden in demselben, und zwar im Ovidukt, statt. Ob etwa im hintersten blinden Ende der Eiröhren noch Geschlechts-

zellen im Sinne NUSSBAUM's angenommen werden müssen, läßt sich zur Zeit nicht unterscheiden.

Eine Schwierigkeit der HAECKER'schen Deutung liegt darin, daß die Synapsis-Figuren sich in der Keimzone finden, während sie nach v. WINIWARTER für die Säugetiere den Oocyten angehören. Eine erneute Untersuchung scheint demnach noch erforderlich.

Für die Eibildung bei den Würmern liegen schon aus älterer Zeit, insbesondere für die Nematoden, gute Untersuchungen von MEISSNER, (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. V u. VII, 1854 u. 1856, bei Mermis) und H. MUNK (ebendas., Bd. IX, 1858) vor, und dieselbe Tierabteilung hat auch an dem von E. VAN BENEDEN als Hauptuntersuchungsobjekt eingeführten Pferdespulwurm, Ascaris megalocephala uns die eingehendsten Untersuchungen und Ergebnisse über die Eibildung bei den Wirbellosen — vgl. die betreffenden Arbeiten von E. VAN BENEDEN) (616a, 288a, M. 2542) mit JULIN und NEYT) und O. HERTWIG (M. 1252) — geliefert. In den Grundzügen stimmen sie mit dem von Canthocamptus hier Geschilderten überein, und die Namen „région formative", „région de maturation", „région de multiplication", E. VAN BENEDEN und JULIN = Keimzone, Wachstums- und Reifezone, O. HERTWIG, sind auf Grund der Untersuchungen an Ascaris megalocephala eingeführt worden. Ich habe hier zur Erläuterung die HAECKER'sche Figur von Canthocamptus gewählt, obwohl sie einem anderen Evertebratenkreise, dem der Arthropoden, angehört, weil sie die Zonen übersichtlich erkennen läßt (abgesehen von der Polocyten-Bildung) und daneben noch das merkwürdige Faktum, daß die Dotterbildung in den Oocyten ziemlich plötzlich einsetzt, an der Stelle des Ovidukts, wo derselbe unmittelbar über das Darmrohr zu liegen kommt (*d* in der Figur).

Von weiteren Veränderungen der Oocyten in der Wachstumszone seien noch genannt — s. Fig. 148 — die Umbildung des chromatinreichen Kernes zu der großen klaren Keimbläschenform, die Anordnung des Chromatins in eine einzige große Doppelfadenschlinge, die Ausbildung eines großen kugligen Nucleolus, sowie die Rückbildung eines Teiles der Oocyten zu Abortiveiern *ab*, die wahrscheinlich mit zur Ernährung der bestehen bleibenden Eier dienen. Die Doppelfäden treten in den 4 letzten Eizellen (oberhalb *d*) deutlich hervor; daß man dieselben nicht als zu einer einzigen Doppelfadenschlinge gehörig erkennt, liegt daran, daß wir Schnittbilder vor uns haben.

Auch follikuläre Eibildung kommt bei den Würmern vor, mit oder ohne Ausbildung besonderer Nährzellen, so vor allem bei den Gephyreen (Bonellia).

Erwähnt wurde bereits die eigentümliche Ausbildung von besonderen „Nährzellen" in den Dotterstöcken der Plathelminthen (p. 292, 336 u. 353); dasselbe kommt bei den Rädertieren vor. Hierin sind die besten Beispiele von KORSCHELT-HEIDER's „nutrimentärer Eibildung" gegeben.

Abortive Eizellen als Nährzellen sind vielfach nachgewiesen, in besonders interessanter Weise bei einigen Anneliden, z. B. Ophryotrocha puerilis (F. BRAEM, Zur Entwickelungsgeschichte von Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool., LVII. Bd. 1893). Die in den Ovarien sich entwickelnden Zellen lösen sich paarweise ab und werden so zusammengekuppelt in der Leibeshöhle gefunden. Während die Entwickelung sie anfangs als morphologisch gleichwertig erweist, zeigt später der

eine Paarling, die Nährzelle, einen abweichenden, sich dunkler färbenden Kern und wird von dem anderen, der Oocyte, allmählich aufgesaugt.

Auch die solitäre Eibildung ist in dem vielgestaltigen Kreise der Würmer vertreten, entweder so, wie bei vielen Echinodermen, daß die von den Wänden der Gonade aus heranwachsenden Eizellen durch Stiele, an denen sie isoliert aufgehängt sind, einzeln mit der Wand befestigt bleiben, s. Fig. 149, oder daß sie durch die Stiele, welche dann kürzer sind, mit einem in der Eiröhre (Ovarium) central gelegenen Protoplasmastrange, der Rhachis, verbunden bleiben, um den sie sich dann als um eine mittlere Achse, nach allen Richtungen rosettenförmig divergierend, gruppieren (Nematoden).

IV. **Mollusca.** Wir werden die Mollusken, da viele von ihnen (Pteropoda, Pulmonata, Opisthobranchiata und einige Lamellibranchiaten, wie Cyclas, Pecten, Ostrea u. a.) Zwitter sind, zum Teil weiter unten unter dem Abschnitte „Zwitter" und „Zwitterdrüse" besprechen. Gonochorismus besteht bei den meisten Lamellibranchiaten, Prosobranchiaten und Heteropoden. Hier sei erwähnt, daß manche Lamellibranchiaten in ausgezeichneter Weise die Stielbildung bei ihrer Oogenese zeigen, so Scrobicularia (s. Fig. 149).

Andere Mollusken zeigen auch Follikelbildung mit flachem Epithel.

V. **Arthropoda.** Indem wir die Abteilungen der Echinodermen, Brachiopoden, Ascidien und Cephalopoden übergehen — einzelnes Hierhergehörige wurde bereits bei der Besprechung der Eier der Evertebraten angeführt — soll noch in Kürze das Wichtigste über die Arthropoden mitgeteilt werden, wobei für Eingehenderes auch auf die vorhin gegebene Beschreibung des Ovarium von Canthocamptus verwiesen wird.



Fig. 149. Ein Acinus des Ovariums von Scrobicularia biperata. Oogenese mit Stielbildung. Aus KORSCHELT-HEIDER, l. c. Fig. 109, p. 312, nach H. VON JHERING.

Im allgemeinen zeigen die Arthropoden die alimentäre Eibildung, sowohl die follikuläre als auch die nutrimentäre. Eine Oogenese, welche zwischen einer follikulären und solitären (mit Stielform) die Mitte hält, zeigen die Arachnoiden. Eine Anzahl Epithelzellen des Ovariums folgen stielförmig der bei ihrem Wachstum sich nach außen aus dem Ovarium herausdrängenden Eizelle. Für einzelnes sei noch auf die Besprechung des Dotterkernes bei Tegenaria (p. 274 ff.) verwiesen. Vollkommenere Follikel ohne Nährzellen zeigen schon die Scorpioniden, Acarinen, Myriopoden und von den Insekten die Apterygoten, Orthopteren und Aphanipteren. Bei den letzteren bestehen röhrenförmige Ovarien mit einem Keimpolster am blinden Ende, wie bei Canthocamptus; aber diese Röhren

sind von einem Epithel ausgekleidet, welches die einzelnen vom Keimpolster aus heranwachsenden Eier umschließt und ihnen unzweifelhaft auch das Nährmaterial liefert, ohne sich jedoch als „Nährzellen" herauszustellen. Angenommen wird, daß diese Follikelepithelzellen auch das Chorion der Insekteneier abscheiden. Indem feine Protoplasmafortsätze der Follikelzellen sich mit der Oocyte dauernd oder zeitweise verbinden, entstehen bei der Abscheidung des Chorion dessen Porenkanäle oder Grübchen. Hier ist der Ort, auch der Mikropylenbildung zu gedenken. Es scheint, daß überall — auch bei den Wirbeltieren — für jeden Mikropylenkanal eine Follikelepithelzelle mit einem zur Oocyte sich erstreckenden Fortsatze, oder eine Stielbildung mit im Spiele ist. Wenn nach Bildung des Chorion oder der Zona radiata der Zellfortsatz oder der Stiel verkümmert oder sich zurückzieht, so muß dann ein Kanal entstehen, vergl. p. 290, p. 302, Fig. 112 und p. 308.

Jedes Ei mit dem umgebenden Follikelepithel bildet innerhalb der Eiröhre, die infolgedessen ein rosenkranzförmiges Aussehen zeigt, ein besonderes Fach, Eifach.

Bei den Crustaceen und zahlreichen Insekten kommen vielfach noch besondere Nährzellen hinzu, die, wie gesagt, mit großer Wahrscheinlichkeit als abortive Eizellen anzusprechen sind. Entweder liegen die Nährzellen zwischen den einzelnen Eifächern (Nährfächer); sie berühren dann zwei benachbarte Eier, oder aber eine einzige Nährkammer befindet sich, zusammen mit dem Keimfache, am Ende der Eiröhre, da, wo diese in den sogenannten „Faden" sich auszieht. In diesem Falle bleiben die einzelnen in die aufeinander folgenden Eifächer abgeschobenen Oocyten durch lange Stiele mit einer im Centrum der Nährkammer gebildeten Sekretmasse in Verbindung (Orthopteren).

Wie beim Hoden von Bombyx Verson (M. 2588), so fanden neuerdings Toyama (On the spermatogenesis of the silk worm, Bull. Colleg. Agriculture, Tokyo, Vol. II, 1894) und v. La Valette St. George, (Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner, Arch. f. mikr. Anat., Bd. L, 1897) in der einzigen Nährkammer des Ovarium desselben Insekts (Raupe) eine einzige große Zelle, Verson'sche Zelle, die man als Nährzelle betrachten muß.

Wiederholt haben wir schon die Frage gestreift, ob die Oogonien und Oocyten von den Nussbaum'schen Geschlechtszellen abzuleiten seien, oder ob man sie, dem äußeren Anscheine nach, auf „Keimepithelzellen" zurückführen müsse, diese wieder etwa auf Cölomepithelzellen oder auf andere. Noch bei Besprechung der diffusen Eibildung war die Rede davon. Was für Oocyten gilt, das gilt wahrscheinlich auch für die Nährzellen. Weiterhin fragt es sich, ob es auch für das Follikelepithel Geltung hätte. Ueber alles dieses wird alsbald im Zusammenhange bei einer vergleichenden Schlußbesprechung der Spermio- und Oogenese gehandelt werden. Ich will indessen im Anschlusse an das Vorstehende nicht verfehlen, auf die Arbeit von A. Giardina: Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus, Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie, Bd. XVIII, p. 417, 1901, zu verweisen. Sie enthält manches auch für die Oogenese im allgemeinen Wichtige. Als Hauptergebnis führe ich mit den eigenen Worten Giardina's (l. c. p. 471) an: „Questo processo dimostra l'assoluta indipendenza reciproca tra le cellule somatiche e le cellule germinali e indica inoltre, chel'insieme delle cel-

lule nutrici e del rispettivo oocite constituiscono un gruppo armonico, quasi un organismo dentro l'organismo; un gruppo che possiamo chiamare gruppo germinale".

Anhangsweise sei kurz erwähnt, daß von Einigen auch Eibildungen unter ungewöhnlichen und pathologischen Verhältnissen beobachtet und zum Gegenstande eingehender Studien gemacht worden sind. So von Knauer (443 und 447) in transplantierten Ovarien, während Anderen eine Transplantation mit Erhaltung der Funktion nicht gelang. Es besteht schon eine verhältnismäßig ansehnliche Litteratur über derartige Versuche: Foà (368a), Glass (383), Grigorieff (387), Haymie (399), Heape (400), Herlitzka (414), Marchese (471), Ribbert (696), Rubinstein (533), Shrady (553), W. Schultz (548). — Emanuel (355a) beobachtete Primordialeier in malignen Ovarialtumoren [Maximow untersuchte die Eibildung nach Eierstocksverletzungen]; Pfister (516) und Rossi (532) beschäftigten sich mit der Einwirkung entzündungserregender Agentien auf Eierstockseier.

5) Oogenese der Pflanzen.

Die Oogenese der Pflanzen, zusammengehalten mit den Befruchtungsvorgängen bei denselben, bietet so viel Bemerkenswertes, daß ein etwas weiteres Eingehen auf diese Dinge, in Ergänzung des bereits p. 148 (Spermien der Evertebraten und Pflanzen) und p. 336 (Eier der Pflanzen) Gesagten am Platze sein dürfte.

Abgesehen von einer Anzahl Tallophyten-Familien, den Flagellaten, Myxomyceten, Schizomyceten (Bakterien) Cyanophyceen, Diatomeen und Peridineen, die man als die niederen Pilze (Zellenpilze und Schleimpilze) und die niederen Algen zu bezeichnen pflegt, besitzen alle übrigen Pflanzen, also die höheren Algen und die Fadenpilze (Hyphomyceten), ferner die Flechten, als Symbiosenformen von Algen und Pilzen, dann die Moose und Farne, wie endlich die Phanerogamen, Sexualzellen und sexuelle Fortpflanzung. Selbst bei der Hefe hat man in neuerer Zeit unzweifelhafte geschlechtliche Fortpflanzungserscheinungen unter der Form der „Karyogamie" (Kern-Zygose) entdeckt. (Schiönning, Hoffmeister, Guilliermonds und Barker, vergl. E. Jahn, die Morphologie der Hefe und die Entdeckung ihrer Sexualität, Naturw. Rundschau 1902, No. 22.

Es treiben zwei benachbarte Hefezellen Fortsätze, welche sich ineinander öffnen, so daß ein Kanal zwischen den beiden Zellen entsteht. Man sieht dann, daß die Kerne dieser Zellen in den Fortsatz wandern und dort miteinander verschmelzen. Darauf teilt sich der so entstandene Verschmelzungskern wieder und eines der beiden Teilstücke wandert zur einen, das andere zur anderen Zelle zurück. Hier kann zwar nach unserem jetzigen Wissen von einer Eizelle oder einer Samenzelle keine Rede sein; unzweifelhaft liegt aber ein geschlechtlicher Akt vor, wir haben es mit „Gameten" wie man diejenigen Sexualzellen nennt, welche noch keine Differenzierung erkennen lassen, zu thun.

Es sei hier zunächst eine Erklärung der üblichen Termini technici für die Fortpflanzungsvorgänge bei den Pflanzen angeschlossen: Wie wir sahen (p. 90), wird der Name „Gameten" auch für die kopulierenden einzelligen Tiere verwendet, und es werden, falls dabei ein Dimorphismus hervortritt, Makrogameten und Mikrogameten unter-

schieden. Die aus der Kopulation zweier Pflanzen-Gameten hervorgegangene Zelle wird Zygospore oder Zygote genannt. Für die männlichen Befruchtungszellen wird, außer „Spermien" oder Spermatozoiden, auch der Name „Antherozoiden" gebraucht. Die weiblichen Zellen heißen: Eizellen, Eier, Ovula oder Oosphären. Eine befruchtete Eizelle wird, falls sie später „Sporen" liefert, als Oospore bezeichnet. Die Fortpflanzung durch Gameten heißt Isogamie, die durch dimorphe Geschlechtszellen Oogamie. Die Organe, in denen sich die Eier bilden, werden bei den niederen Pflanzen als Oogonien bezeichnet; es besteht also eine wohl zu beachtende Differenz in der Bedeutung dieses Namens im Tier- und Pflanzenreiche. Bei denselben Pflanzen heißen die Bildungsstätten der Spermien Antheridien. Bei Pilzen und Flechten sind auch die Namen Karpogon (♀) und Spermogonium (♂), sowie Pollinod (♂) (DE BARY) in Gebrauch. „Karpogon" und „Pollinod" hat JUEL, s. das p. 336 Mitgeteilte, auch für die weiblichen, bezw. männlichen Geschlechtszellen selbst verwendet[1]).

Die Oogonien gehen aus einer einzigen Zelle hervor, deren Protoplasmaleib mit Kern selbst zur Eizelle werden kann. Indem diese Zelle sich dabei mit einer stärkeren Membran umgiebt, an der noch weitere Besonderheiten auftreten können, wird aus ihr das Oogonium. In anderen Fällen enthalten die Oogonien viele Zellen. Letzteres ist bei den Antheridien stets der Fall.

Von den Moosen und Farnen (Bryophyten und Pteridophyten) an bis zu den Gymnospermen einschließlich hinauf, heißen diejenigen Organe, welche die Eizellen bergen, Archegonien, während für die männlichen Organe der Name Antheridien bei den Moosen und Farnen bleibt. Bei den Phanerogamen (Gymnospermen wie Angiospermen) kann man nicht mehr von Antheridien sprechen.

Wir müssen bei der Betrachtung der Oogenese der Pflanzen unterscheiden 1) die Oogenese der Thallophyten, 2) die der Bryophyten und Pteridophyten, welche man auch als Archegoniaten den Thallophyten gegenüber zu stellen pflegt, und 3) die Oogenese der Phanerogamen. Bei den Thallophyten[2]) entsteht, wie vorhin kurz angedeutet, eine Eizelle entweder so, daß gewisse Zellen der Fäden, aus denen das Pflänzchen besteht — zuweilen sind es die endständigen Zellen — heranwachsen, ihre Membran verstärken, und gewöhnlich eine sphärische Form annehmen. Auch der Kern vergrößert sich mit dem Kernkörperchen unter deutlicherer Entwickelung des chromatischen Kerngerüstes. Weiterhin findet bei

---

1) Richtiger ist es, Karpogonien und Polinodien als weibliche bezw. männliche Organe zu bezeichnen, wie das JUEL, Anm. zu p. 48 l. c., wo er die Namen definiert, auch thut: „Ich nenne, heißt es, Pollinodien und Karpogonien solche Geschlechtsorgane, die keine individualisierten oder begrenzten Geschlechtskörper (Spermatozoon-Eier) erzeugen." — Da die Geschlechtsorgane von „Dipodascus", s. p. 336, indessen den Formenwert vielkerniger „Zellen" haben, kann man hier Karpogon und Pollinod auch „Geschlechtszellen" nennen.

2) Wir sehen hier ab von der Kopulation durch Zygose, welche sich, ähnlich wie bei der Hefe, bei den Conjugaten-Algen, Closterium, Spirogyra u. a. abspielt. Nur tritt hier nicht nur der Kern einer Zelle zum Kern der anderen, sondern die eine ganze Zelle (Gamet) wandert nach Resorption der Scheidewand in die Cellulosehülle der anderen hinüber. Die wandernde Zelle verliert dabei diese oder jene Bestandteile, wie z. B. bei Spirogyra ihre Chlorophyllbänder, die der ruhenden verbleiben. Letztere muß wohl als der weibliche Gamet angesehen werden, die wandernde Zelle als der männliche.

manchen Zellen dieser Art eine stärkere Ablagerung von Substanzen, die wir als Nährstoffe ansehen dürfen, im Protoplasma der jungen Eizelle statt, wie insbesondere bei den Characeen, wo Oeltropfen und Stärkekörner sich ansammeln, s. a. Fig. 150. Auch Anhäufungen von Chlorophyll treten auf. Es mag jedoch daran erinnert sein, daß das nie in dem Maße der Fall ist, wie bei vielen Tieren und daß es bei den Archegoniaten und Phanerogamen fehlt. Vergl. die Bemerkung p. 337.

Fig. 150 zeigt diese einfachste Form der Oogenese und Oogoniogenese und zugleich die Spermiogenese in dem unmittelbar unter dem Oogonium gelegenen Antheridium, so wie den Weg, den die Spermien zur Kopulation nehmen. In anderen Fällen, z. B. bei der gleichfalls zu den Phykomyceten gehörenden Sippe der Saprolegniaceen, teilt sich der Zellkörper innerhalb der späteren Oogoniumhülle, wiederholt, so daß dann eine größere Anzahl Eizellen sich in dem betreffenden Oogonium befinden.

Aus der Oospore, 3 *osp* Fig. 150, geht bei den Thallophyten auf ungeschlechtlichem Wege, indem sie entweder direkt ein neues Mycelium hervorsprossen läßt, oder durch Vermittlung von

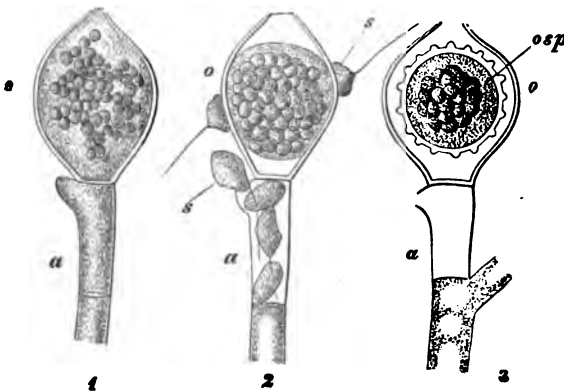


Fig. 150. Monoblepharis sphaerica (Phycomycetes, Algenpilze). Ende eines Fadens mit einem Oogonium *o* und dem darunter liegenden Antheridium *a*. In 1 vor völliger Ausbildung der Eizelle und der Spermien, in 2 die letzteren austretend und nach der offenen Mündung des Oogonium hinkriechend, in 3 reife Oospore, *osp*, das Antheridium entleert. Vergr. 800. (Nach Cornu, aus Strasburger, Noll, Schenck, Schimper, Botanik, 5. Auflage, p. 291, Fig. 270. 1902.

in ihr entwickelten Sporen, ein neues Pflänzchen hervor, so daß wir auf einen im Pflanzenreiche weit verbeiteten Generationswechsel stoßen.

Als Beispiel der Oogenese bei den Moosen und Farnen diene Fig. 151.

Auch hier muß zum Verständnisse der Oogenese der Generationswechsel betont werden.

An einer Moospflanze entwickeln sich an besonderen Organen, die kapselförmig oder schirmförmig an kleinen Stielen sitzen, direkt aus den Gewebszellen dieser Organe, die Archegonien. Letztere, s. Fig. 151, sind schlauchförmige, aus Zellen aufgebaute Bildungen, an denen man den Hals mit dem Halskanale und den Bauch mit einem Uebergangsstücke vom Hals zum Bauch, dem Bauchkanale, unterscheidet. In jedem Abschnitte liegen Zellen, die Halskanalzellen, die Bauchkanalzelle und die Eizelle. Die Spermien entstehen in beson-

deren, ähnlichen Organen, den Antheridien. Die Befruchtung findet im Wasser oder nach Benetzung der Moospflanze durch Regen, Tau u. s. w. statt. Es entwickelt sich dann ein Embryo — s. den Anfang der Entwickelung, Fig. 151 *C* — ohne daß es vorher zur Bildung einer Oospore käme.

Aus dem Embryo nun, der nicht direkt zu einer Moospflanze auswächst, geht durch weitere Teilung seiner Zellen und Hüllenbildung zunächst das Sporogon hervor. Indem die zahlreichen Sporen, die sich in diesem Sporogon entwickeln, sobald sie reif sind, aus ihrem Behälter entleert werden, bilden sich aus ihnen auf ungeschlechtlichem Wege, durch Keimung, neue Moospflänzchen. Vom Archegonium gehen auch Teile direkt in die Sporogonien über, so daß beide Generationen, die geschlechtliche und ungeschlechtliche, verbunden bleiben.

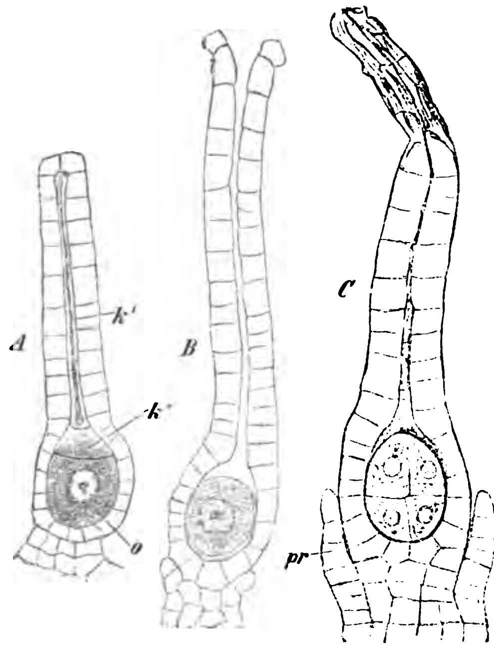


Fig. 151. **Marchantia polymorpha**, (Hepaticae, Lebermoose). A junges, B geöffnetes Archegonium, C befruchtetes Archegonium mit Beginn der Keimbildung. k^1 Halskanalzellen. k^2 Bauchkanalzelle, *O* Ei. *pr* Pseudoperianth. Vergr. 540. Aus STRASBURGER, NOLL, SCHENCK, SCHIMPER, Botanik, 5. Aufl. 1902. p. 319, Fig. 315.

Grundsätzlich gleich verläuft die Oogenese und der gesamte Entwickelungsgang bei den Farnen.

Aus den keimenden Sporen geht hier die geschlechtliche, d. h. die später sich geschlechtlich fortpflanzende Generation in Gestalt von unscheinbaren, am Boden oder auf sonstigen geeigneten Unterlagen vegetierenden Pflänzchen, Gametophyten oder Prothallien, hervor; sie sind bald fadenförmig, bald thallusförmig, bald knollig, zum Teil im Boden geborgen. Diese Prothallien entwickeln Archegonien und Antheridien. Die Archegonien führen je eine Eizelle, die nach der Befruchtung zu einem Embryo sich ausbildet, der dann zu der großen, allgemein bekannten Farnenpflanze heranwächst. An den Blättern derselben, vielfach auf der Unterseite, entwickeln sich ungeschlechtlich die gleichfalls wohl bekannten Sporangien. Bei manchen Farnen unterscheidet man Makrosporangien, in denen Makrosporen ausgebildet werden, von den Mikrosporangien mit Mikrosporen. Die Makrosporen liefern durch Keimung weibliche Prothallien, die nur Archegonien mit ihren Eizellen erzeugen, die Mikrosporen nur männliche Prothallien mit ihren Antheridien und Spermien.

Die Verhältnisse bei den Moosen und Farnen geben, wie uns zuerst die fundamentalen Arbeiten W. HOFMEISTER's (Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Koniferen, 1851) gelehrt haben, den Schlüssel zum Verständnisse der Oogenese und Entwickelung der Phanerogamen. Was man bei den Phanerogamen die „Pollensäcke“ benennt, entspricht den Mikrosporangien der höheren Farne. Die in den Säcken entstehenden „Pollenmutterzellen“, welche durch Vierteilung die „Pollenkörner“ liefern, sind zwei Generationen von „Mikrosporen“; namentlich die Pollenkörner sind solchen Mikrosporen gleichwertig zu erachten. Bei den Phanerogamen findet nun die Keimung dieser Mikrosporen oder Pollenkörner, welche im Wesentlichen kernhaltige Zellen sind, nicht auf dem Erdboden oder auf einer sonstigen fremden Unterlage statt, sondern auf der sogenannten „Narbe“ (Stigma) des weiblichen Blütenapparates, des „Gynoeceum“. Das Ergebnis der Keimung, also der ungeschlechtlichen Zeugungsphase im Generationswechselkreise der Phanerogamen, ist die Bildung eines sehr reduzierten männlichen Prothallium, p. 392, Figg. 152 und 153.

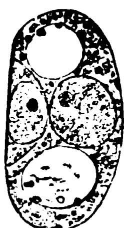


Fig. 152.

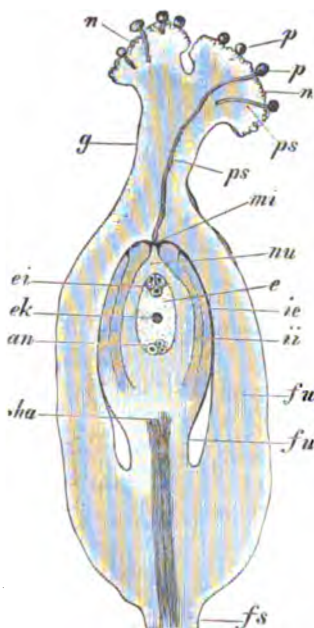


Fig. 153.

Fig. 152. Tradescantia virginica. Prothallium aus einem Pollenkorn durch Teilung in eine antheridiale Zelle (links), welche uhrglasförmig abgegrenzt ist, und eine vegetative Zelle (rechts) gebildet; oben und unten je eine Vakuole. Vergr. 540.

Fig. 153. Fruchtknoten von Polygonum convolvulus während der Befruchtung. *fs* Stiel. *fu* Funiculus. *fw* Fruchtknotenwand, aus den Fruchtblättern gebildet. *cha* Chalaza. *nu* Nucellus. *mi* Mikropyle. *i.i* und *i.e* Integumentum internum und externum. *e* Embryosack. *ek* Kern desselben. *ei* Eiapparat. *an* Antipoden. *g* Griffel. *n* Narbe. *p* Pollenkörner. *ps* Pollenschläuche. Vergr. 48. Beide Figuren aus STRASBURGER, SCHENCK, NOLL u. SCHIMPER: Lehrbuch der Botanik, Jena, G. Fischer, 5. Aufl., 1902, Fig. 391 und 394, p. 371 und 373.

Dasselbe besteht aus zwei Zellen, einer kleineren antheridialen und einer größeren vegetativen; die kleinere ist vielfach durch eine mit der Konvexität zur größeren sich wendende uhrglasförmige Scheidewand von der letzteren (vegetativen) Zelle geschieden. In diesem rudimentären Prothallium entstehen nun durch Teilung der antheridialen Zelle zwei neue Zellen, die Samenzellen oder Pollenzellen, wie

wir sie nannten (p. 149). Die antheridiale Zelle muß als die rudimentäre Anlage eines Antheridium aufgefaßt werden.

Dieser ganze Apparat nun wächst unter Vortreibung einer inneren, ihn umhüllenden Haut, Intine, wobei, falls sie vorhanden, eine äußere Haut, Exine, durchbrochen wird, zu einem langen Schlauche, dem Pollenschlauche aus, in den die beiden Samenzellen mit ihren Kernen und Protoplasma hineingelangen. Der Schlauch bohrt sich, vgl. Fig. 153, durch das Gewebe der Narbe und des Griffels, ferner durch die Mikropyle zum Nucellusgewebe und durch dieses bis zum Embryosacke mit der Eizelle vor und es folgt die befruchtende Kernkopulation.

Ueber die Oogenese wissen wir auszusagen, daß sie in dem als Embryosack bezeichneten Teile erfolgt.

Man kann, vgl. hierzu Fig. 153, die Samenanlage der Phanerogamen mit dem Makrosporangium eines Moos- oder Farngewächses vergleichen. Die Fig. 153 stellt den Längsdurchschnitt eines Fruchtknotens von Polygonum convolvulus vor. Unten, bei *fs* ist die Basis des Fruchtknotens, der in seinen äußeren Teilen aus den Fruchtblättern (*fw*) entsteht und im Inneren die Samenanlage enthält. Von letzterer geht ein Gewebsstrang, die Chalaza (*cha*), durch den Stiel, Funiculus, der Samenanlage zur Basis (*fs*) des Fruchtknotens. Ueber der Chalaza erhebt sich der Nucellus *nu*, der wiederum von den beiden Integumentblättern, dem inneren, *i.i*, und dem äußeren, *i.e*, umhüllt wird. Die Spitze des Nucellus setzt sich in den Mikropylenkanal, *mi*, der die Integumente durchbricht, fort. Im Inneren, des aus einem weichen Zellengewebe bestehenden Nucellus liegt der Embryosack, *e*, der bei den Angiospermen gewöhnlich aus acht Zellen besteht, einer großen centralen, deren Kern, *ek*, in der Mitte liegt nnd aus 2 Kernen zusammengeschmolzen ist, so daß in der Figur nur 7 Zellen, bezw. Kerne erscheinen, aus 3 am oberen Pole befindlichen, *ei*, der Eizelle mit 2 darüber liegenden Zellen, den Synergiden, und aus 3 Zellen am entgegengesetzten Ende, den Antipoden, *an*. Die 3 oberen Zellen zusammen, d. h. also die Eizelle mit den Synergiden, werden der Eiapparat, *ei*, genannt. Die Spitze des Fruchtknotens verlängert sich zum Griffel, *g*, dessen oberes verbreitertes Ende bekanntlich die Narbe, *n*, bildet.

Für die Oogenese kommt nun das Nucellusgewebe und im Wesentlichen die Embryosackmutterzelle in Betracht. Letztere entwickelt sich aus einer unmittelbar unter dem Scheitel des Nucellus gelegenen Zelle desselben und rückt später mehr in die Tiefe. Bei den Teilungen der die Spitze des Nucellus bildenden Zellen, welche der Differenzierung der Embryosackmutterzelle voraufgehen, zählt man bei den Liliaceen 24 Chromosomen („Maximalzahl", Guignard). Die junge Embryosackmutterzelle kennzeichnet sich als solche durch ihr stärkeres Wachstum, dichteres Protoplasma und den Mangel an Vakuolen. Auch der Kern wird größer und nimmt eine kugelige Form an.

Anfangs ist die chromatische Substanz im Kern in Gestalt größerer oder kleinerer Körnchen verteilt. Bei den nun eintretenden mitotischen Teilungen gehen bei der ersten Teilung am Kern der Embryosackmutterzelle der Bildung der Aequatorialplatte und der Tochterkerne Formenfolgen der sich ausbildenden Chromosomen vorauf, die an die von Haecker, Rückert, Holl, van der Stricht, v. Winiwarter u. A. bei den tierischen Eizellen beobachteten erinnern, wobei zugleich eine Reduktion der Chromosomenzahl eintritt. Unter

anderen wird auch die Synapsisform beobachtet. Das Kernkörperchen schwindet. Diese erste Teilung bezeichnet A. ERNST (355b), an dessen eingehende Darstellung ich mich hier anschließe, als eine heterotypische. Die zweite Kernteilung, welche eine homöotypische ist, ist von keiner Zellteilung gefolgt und giebt 2 zweikernigen Embryosackzellen den Ursprung. Die eine dieser beiden zweikernigen Teilzellen, welche in vielen Fällen schon kleiner angelegt erscheint, fällt der Degeneration und späteren Resorption anheim, ein Vorgang, der sich an die Bildung von Richtungskörperchen anlehnt. Gewöhnlich bleibt die untere zweikernige Zelle erhalten.

In dieser übrigbleibenden zweikernigen Embryosackzelle entsteht dann eine große centrale Vakuole, welche den einen Kern mit einer zugehörigen Protoplasmaportion an das eine Polende, den anderen gleichfalls mit Protoplasma an das andere Ende drängt; längs der Wand der zweikernigen Embryosackzelle hängen beide polaren, kernführenden Protoplasmamassen durch eine dünne Schicht Protoplasma zusammen. Die Kernkörper haben sich in den beiden Kernen neu gebildet. Das Wie? ist fraglich. Die beiden Kerne, welche völlig gleich sind, ruhen nun eine Zeit lang, während der ganze Embryosack, d. h. zunächst die doppelkernige Embryosackzelle, wächst.

Bei dem nächsten Teilungsschritte werden die beiden oberen Tochterkerne und die beiden unteren, welche die Antipoden-Kerne liefern, ungleich; letztere sind größer, chromatinreicher als die oberen und haben auch eine größere Chromosomenzahl; die oberen weisen bei den Liliaceen die auf die Hälfte reduzierte Zahl 12 auf.

Bei der letzten Teilung wird, wie ERNST angiebt, am oberen Pole, dem Eipole, von der gemeinschaftlichen Protoplasmamasse durch eine feine Linie eine untere kleinere abgetrennt. Die oben verbleibende größere Masse enthält drei Kerne, d. i. die Kerne der beiden Synergiden und den Kern der Eizelle, die kleinere einen Kern; die Teilung selbst erfolgt so, daß die beiden Synergiden, die nun ebenso wie der Eikern besondere Protoplasmaleiber erhalten, Schwesterkerne führen, während der Eikern mit dem oberen Polkern — so bezeichnet man den Kern der unteren kleineren Protoplasmamasse — schwesterlich zusammengehört. Die Ausbildung der Antipodenkerne und des mit ihnen entstehenden unteren Polkerns weist größere Unregelmäßigkeiten auf. Häufig erfolgt bei den Antipoden gar keine Zellbildung, die Kerne wachsen nicht weiter und führen auch keine Nukleolen! Dagegen haben der untere Polkern wie der obere, die Synergidenkerne und der Eikern, je ein großes Kernkörperchen.

Der untere Polkern wandert später dem oberen entgegen und zwar in dem seitlichen protoplasmatischen Wandbelage; meistens verschmelzen beide Polkerne vor der Befruchtung mitsammen zu einem Kerne, *ek*, den man als den Kern des Embryosackes bezeichnet, wie dies in Fig. 153 dargestellt ist, wo nur 7 Zellen bezw. Kerne sichtbar sind. ERNST sieht, wie s. Z. HOFMEISTER, die Antipoden als in Reduktion begriffene Zellen eines weiblichen Prothallium an. Uebrigens kann es wohl nicht verkannt werden, daß alle die 8 Zellen, welche aus der Embryosackmutterzelle hervorgehen, zusammengehören und wohl als abortive Eizellen aufzufassen sind. Dafür sprechen u. a. die merkwürdigen Befunde NAWASCHIN's und GUIGNARD's bei den Liliaceen, die ERNST bestätigt, daß nämlich regelmäßig die eine Samenzelle, oder besser der eine Samenkern, mit dem

Eikern, der andere mit den vereinigten Polkernen kopuliert, also eine Doppelbefruchtung stattfindet, deren Sinn noch nicht klar ist, wenn wir auch wissen, daß nach dieser Befruchtung des Embryosackkernes aus ihm und dem zugehörigen Protoplasma sich das Endosperm (Albumen) entwickelt. Ferner spricht für die Auffassung der Zusammengehörigkeit dieser Zellen, daß auch der Schwesterkern des unteren Polzellenkerns mitunter dem oberen eine Strecke weit entgegen rückt.

Die Eizelle liegt vor der Befruchtung unter den beiden Synergiden oder seitlich an der Wand; sie ist plasmaärmer als die Synergiden und führt entweder eine typische große Vakuole oder mehrere kleinere; ihr Kern hat, wie der der beiden Polkerne, eine kugelige Form; die Synergidenkerne sind leicht gestreckt. Es sei besonders betont, daß die Bildung der Pollenkörner und Pollenzellen (Samenzellen) aus den Pollenmutterzellen in ähnlicher Weise ihren Ablauf nimmt.

Es darf gewiß als im hohen Grade beachtenswert angesprochen werden, daß zwischen den Vorgängen der Oogenese der Pflanzen und der Tiere so manche ähnliche Erscheinungen obwalten, wenn auch das vollständige Verständnis erst noch gefunden werden soll. Sehr auffallend ist sicherlich die Doppelbefruchtung. Alles dieses möge das weitere Eingehen auf die Eibildung bei den Pflanzen gerechtfertigt erscheinen lassen.

Für die neuere Litteratur verweise ich auf die hier benutzte Arbeit von A. Ernst (355b). Ich citiere ferner besonders Nawaschin: Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella, Bull. acad. impér. de St-Pétersbourg, T. IX, No. 4, 1899) und L. Guignard: Les découvertes récents sur la fécondation chez les végétaux angiospermes. Cinquantenaire de la Société de Biologie. Volume jubilaire. Paris, Masson, 1899. Compt. rend. 4 avril 1899, ferner im Journal de Botanique, T. XV, 1901 — Doppelbefruchtung bei Ranunkulaceen —. Für die Eientwicklungsvorgänge und deren Homologien mit der Pollenzellenentwicklung vgl. Körnicke: Studien an Embryosackmutterzellen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde, Bonn, 1901.

ε. Physiologische Bemerkungen.

Aus den beim Ei zu berücksichtigenden physiologischen Verhältnissen sollen hervorgehoben sein: 1. die Bewegungen am Ei, 2. die für die Eier bestehenden Schutzvorrichtungen, einschliesslich der Sorge der Eltern für die abgelegten Eier, und endlich 3. die Entwicklungsphasen, welche die Eier im Tierkörper durchlaufen, bis sie zur Ablage kommen.

1. Bewegungserscheinungen am Ei.

Bewegungen bei den Eiern sind beobachtet worden an ihrem Ooplasma, am Keimbläschen und am Kernkörperchen. Ueber die Ooplasmabewegungen, die sowohl amöboide und phagocytische als wandernde sein können, sind wir am besten unterrichtet bei den Eiern von Hydra (S. 334) und denen der niederen Wirbellosen überhaupt. Unter den Wirbeltieren sind es die der Knochenfische, an derem Ooplasma, Keim, sowie Rindenschicht, man die amöboiden Bewegungen am besten wahrgenommen hat.

Die ersten Beschreibungen für den Forellenkeim lieferte Stricker (Wiener Akad. Berichte 1865, math.-naturw. Kl., Bd. 51), jedoch nach gehärteten Präparaten. Am Hechteie wurden von Reichert und Aubert eigentümliche Rotationen des Dotters nachgewiesen, die His (419) auch bei der Aesche (Thymallus vulgaris) auffand und mit Recht auf amöboide Bewegungen oder Kontraktionen des Rindenprotoplasmas bezieht.

Stellt man sich auf den Standpunkt der allgemeinen Annahme Nussbaum'scher Geschlechtszellen als Vorläufer der späteren Eier, so muss man für die ersteren durchweg ein Wanderungsvermögen annehmen, mit dessen Hilfe sie zu ihren Gonaden gelangen.

Auch an den Keimbläschen und Nukleolen sind Bewegungen wahrgenommen worden, vgl. die betreffenden Abschnitte, insbesondere S. 267. Es dürfen hierher auch die Ausstoßung der Richtungskörperchen und die Einwanderung von Granulosazellen gezogen werden (S. 269).

Eine letzte Kategorie von Bewegungen am Ei hängt mit den Reifungs- und Befruchtungserscheinungen zusammen. Besonders zu erwähnen ist von diesen die Erhebung einer kleinen Ooplasmamasse an derjenigen Stelle, der das zum Eindringen kommende Spermium sich nähert; „Dotterhügel", „Empfängnishügel", „cône d'imprégnation" Fol. Die anderen Erscheinungen fallen mit denen. die bei der mitotischen Zellteilung überhaupt beobachtet werden, zusammen, oder beziehen sich auf das Gegeneinanderrücken von Eikern und Spermakern, worüber im nächsten Kapitel gehandelt werden wird. (Vgl. hierzu noch Whitman [M, 1295] und Giardina [382] — Keimbläschen.)

2. Schutzvorrichtungen.

Ueber die für die Eier bestehenden Schutzvorrichtungen hat jüngst Loisel (465) eine dankenswerte Zusammenstellung gegeben, aus der einiges mitgeteilt sein mag. Es lassen sich unterscheiden: Schutzmittel gegen Austrocknung, Schutz gegen ein Uebermaß von Feuchtigkeit, gegen Temperaturschwankungen, gegen Mikroben, gegen Aufzehrung durch Tiere und gegen mechanische und chemische Insulte.

Der Schutz gegen Mangel oder Uebermass von Feuchtigkeit, gegen Temperaturschwankungen, sowie gegen mechanische und chemische Insulte wird im allgemeinen durch die Beschaffenheit der Eihüllen geleistet. So sind diese bei manchen Eiern für Wasser undurchlässig. Certes konnte Eier von Artemia salina 3 Jahre, Semper Eier von Branchipus 10, Brauer solche von Apus gar 12 Jahre trocken aufbewahren, ohne daß ihre Entwicklungsfähigkeit vernichtet gewesen wäre. Hierher gehört auch eine bei vielen Eiern (Batrachiern, Gasteropoden, Hirudineen, Gordiaceen, Phryganiden) bestehende Hygroskopie der Hülle; dies verhindert sowohl das Austrocknen, als auch den Zutritt von überflüssigem Wasser. Die Schalen der Eier mancher Wasservögel enthalten eine fettige Substanz, welche schützend wirkt.

Gegen Kälteeinwirkung sind sehr viele Eier recht widerstandsfähig und hier muß der Schutz nicht allein in der Schale liegen, da man die Eier gefrieren lassen kann, ohne daß sie in ihrer Entwicklungsfähigkeit Schaden nehmen. Colasanti stellte fest, daß Hühnereier 2 Stunden lang bei -4^{0}, und $^{1}/_{2}$ Stunde lang bei -10^{0} ungestört aushalten können.

O. Schultze erhielt Froscheier 14 Tage lang in gefrorenem Zustande, ohne daß ihre Entwicklungsfähigkeit aufgehoben wurde. Aehnliches gilt nach vielfachen Erfahrungen für Fischeier; man hat dies bereits praktisch verwertet (Versendung von Salmonideneiern auf Eis). Gegen Temperaturschwankungen und übermäßige Belichtung schützen meistens die Eltern die Eier durch die Wahl des Ortes der Ablage, Gespinnste u. dgl. Aber auch die Färbung der Schale und die Gallerthüllen kommen hier in Betracht.

Für Pflanzensamen teilt Dixon (345a) mit, daß vorsichtig getrocknete Samen verschiedener Pflanzen, z. B. Avena sativa, Medicago sativa, Papaver somniferum u. a.) einer Temperatur von über 100° C. mindestens eine Stunde lang widerstehen. Thiselton Dyer und Dewar stellten fest, daß der Widerstand gegen Kälte bei mehreren Pflanzensamen noch viel größer ist, indem sie schadlos der Temperatur des flüssigen Wasserstoffes (unter — 200° C.) ausgesetzt werden können.

Gelatinöse oder schleimige, sowie elastische Hüllen (Fischeier z. B., s. S. 304) schützen gegen mechanische Insulte; vielleicht darf hierher die Thatsache, daß die Eier erdbrütender Vögel eine härtere Schale haben, gezogen werden.

Erstaunlich ist der Schutz, den die Schalen mancher Eier gegen chemische Einwirkungen gewähren; vor allen gehören hierher die Schalen der Askariden und anderer Nematoden, wie dies zuerst H. Munk (l. c. Zeitschr. f. wiss. Zool.) feststellte. Bataillon fand, daß sich befruchtete Askariseier, nachdem sie 24 Stunden, unter Fixierung in Flemming'scher Lösung, einer Temperatur von 35° C. ausgesetzt worden waren, im Canadabalsam-Einschlusse entwickelten. M. Nussbaum (M. 1143) sah die Eier von Ascaris megalocephala sich in 30-proz. Alkohol, wenn sie mit den Uteris eingelegt worden waren, 14 Tage lang weiterentwickeln; in 80-proz. Alkohol blieben sie 2—3 Stunden, in 70-proz. 2 Tage am Leben; auch kann man diese Eier ohne Schaden 1—2 Tage eintrocknen lassen. — Aehnliches berichten Giglioli und Dixon von Pflanzensamen. Wurden diese Samen aber mit Nadeln angestochen, so erlosch die Keimfähigkeit bei Behandlung mit Sublimat-Alkohol und Pikrinsäure-Alkohol sehr rasch, ein Beweis, daß die Schutzwehr in der Hülle gesucht werden mußte.

Aber auch die die Eier von Vögeln u. a. umgebenden Nährsubstanzen geben einen gewissen Schutz. Hühnereier entwickeln sich weiter, wenn auch ein Teil ihrer Schale entfernt wird. Hierauf stützt sich z. T. das von L. Gerlach ersonnene „Embryoskop". (Die neueren Methoden auf dem Gebiete der experimentellen Embryologie. Anat. Anz., Bd. II, 1887, No. 18 u. 19.) Loisel und Féré sahen Hühnereier nach Entfernung der Kalkschale sich bis zum 6. Tage weiterentwickeln. Weiteres über Schutz gegen Temperaturen und gegen chemische Einflüsse bei Gemmill (644), Perconcito (514a) und Salvioli (539).

Eine Schutzwirkung muß auch der Zona pellucida der Säugetier- und Menscheneier zugewiesen werden, da letztere sich mindestens bis zum Ablaufe der Furchung erhält. Vgl. u. a. hierzu Keibel (439a).

Gegen Mikroben können sich die Eier eine Zeitlang, wie Versuche von Francotte (cit. bei Loisel) lehren, durch phagocytische Aufnahme und Verdauen derselben schützen. Vielleicht spielen die bei einigen Eiern, z. B. Fischeiern, beobachteten Giftstoffe (Kobert 447c) eine Schutzrolle gegen das Verzehrtwerden; hierbei kämen auch wieder harte Schalen, Besetzung derselben mit Stacheln u. a. mehr, in Betracht.

Von großem Interesse sind die Beobachtungen von His (420) und J. Loeb (463b, e, f) über die Einwirkung der Reifung und Befruchtung auf die Erhaltung der Eier. His stellte fest, daß unbefruchtete Salmonideneier sich mindestens 4 Wochen lang in fließendem Wasser entwickelungsfähig erhalten. Loeb fand, daß unreife, unbefruchtete Eier von Asterias forbesii in Seewasser längere Zeit frisch sich erhalten, während reife Eier derselben Species, wenn sie unbefruchtet bleiben, in demselben Seewasser rasch absterben. In gewöhnlichem Seewasser tritt die in den Eierstöcken von Asterias ausbleibende Reifung, d. h. die Bildung des Eikerns aus dem Keimbläschen unter Ausstoßung der Polzellen, binnen wenigen Stunden ein; entzieht man dem Seewasser aber den Sauerstoff oder die in ihm enthaltenen freien Hydroxylionen, was durch Zusatz einer geringen Menge Säure geschehen kann, so unterbleibt der Reifungsvorgang, ohne daß dies der späteren Reifungsfähigkeit oder der Befruchtungsfähigkeit durch Spermien Eintrag thut. Hierdurch konnte das nötige Versuchsmaterial an unreifen unbefruchteten Eiern beschafft werden. Werden die reifen Eier „spermisch" befruchtet, so bleiben sie, wie bekannt, in dem Seewasser der überwiegenden Mehrzahl nach leben und entwickeln sich weiter. Aber auch „aspermische" (parthenogenetische) Befruchtung [1]) wirkt gleich (s. über diese den Abschnitt: „Parthenogenesis" und das nächste Kapitel). Der natürliche Tod, dem die gereiften Seesterneier rasch entgegengehen, wird daher durch die Befruchtung, sei sie durch Spermien oder z. B. nach Loeb, durch Zusatz einer geringen Menge von HNO_3-Lösung zum Seewasser bei reifen unbefruchteten Eiern erreicht, hintangehalten.

Loeb macht mit Recht darauf aufmerksam, daß große Verschiedenheiten in der Lebensdauer des unbefruchteten Eies bestehen; namentlich mache es den Eindruck, als ob das Ei bei höheren Tieren wenn es einmal seinen Follikel verlassen habe und Reifei geworden sei, nicht lange mehr lebe, ganz verschieden von den Spermien, s. S. 207 ff., und daß es, falls es sich überhaupt entwickeln solle, unmittelbar nach dem Verlassen des Ovarium befruchtet werden müsse. Er weist auf Versuche Harper's (unter C. O. Whitman's Leitung) bei Tauben hin, welche zeigen, daß die Spermien dieser Tiere in einem gelatinösen Ueberzuge des Ovarium längere Zeit leben bleiben und das Ei gleichsam erwarten, welches in dem Augenblicke befruchtet wird, wenn es seinen Follikel verläßt. Es sind dies offenbar sehr wichtige Dinge, auch in praktischer Beziehung, insonderheit für die Sterilitätsfrage.

Was die Sorge der Eltern für die abgelegten Eier anlangt, so fällt sie mit der Sorge für die junge Brut, die Brutpflege, zusammen: Nestbau, Festkleben und Einscharren der Eier, Ablage derselben in andere Tiere, in Früchte, und an Stellen, wo sich günstige Bedingungen für die Erhaltung der Eier sowie für die Entwickelung der ausschlüpfenden Embryonen finden, Herumtragen der Eier auf dem eigenen Körper (auf der Rückenhaut — Weibchen von Pipa americana Lavr. — oder auf der Bauchhaut des Männchens — Aspredo batrachus, L. Siluridae — oder im Maule des Männchens — verschiedene Siluridae wie Bagrus C. V. und

1) Ich möchte, angesichts der sich immer wichtiger gestaltenden Untersuchungen über die Anregung der Eier zur Entwickelung ohne Mitwirkung von Sperma, die Ausdrücke „spermische" und „aspermische" Befruchtung vorschlagen.

Arius C. V. und Chromisarten GÜNTHER, Pharyngognathi) bis zum Ausschlüpfen der Embryonen gehören hierher.

So hochinteressant viele der betreffenden Maßnahmen sind, müssen wir uns es doch versagen hier in weitere Einzelheiten uns zu verlieren. Es seien nur noch aus der älteren Litteratur die Mitteilungen SIR WM. TURNERS in Quart. Journ. of Science III, 1866 und Journ. of Anat. and Physiol., 1866, p. 78, und aus der neueren die beiden Abhandlungen von WIEDERSHEIM (603a) und BRANDES (307a), welche auch weitere Nachweise für die Wirbeltiere enthalten, angeführt. Die vollkommenste Brutpflege ist ja die der Säugetiere, insbesondere die der Placentalier, welche nicht nur, wie die übrigen viviparen Tiere, ihre Eier und die sich aus diesen entwickelnden Embryonen im eigenen Leibe behalten, bis sie hinreichend entwickelt sind, sondern sie auch bis zur Geburt direkt mit dem eigenen Blute, und nach der Geburt mit einem besonders dazu bestimmten Integumentsekrete, der Milch, ernähren.

Ueber die Ei- und Brutpflege bei Wirbellosen verweise ich auf KORSCHELT-HEIDER (666a).

Im Anschlusse an das Vorige gedenken wir kurz der Einteilung der gesamten Tierwelt in ovipare, vivipare, ovovivipare und pupipare Arten (Familien, Ordnungen, selbst Klassen), je nachdem die Tiere unbefruchtete Eier legen, die erst nachher, oder während des Legens befruchtet werden, oder lebendige Junge gebären, welche die ursprünglichen Eihüllen nicht mehr besitzen, oder mehr oder minder entwickelte Embryonen, von den ursprünglichen Eihüllen noch umgeben, zur Welt bringen.

Pupipar nennt man diejenigen Tiere, in deren Ablagen Puppenzustände der Jungen entwickelt sind.

Streng freilich wird diese Scheidung nicht durchgeführt, denn sonst müßte man die Tiere mit den großen meroblastischen Eiern, z. B. die Vögel „ovovivipar" nennen, da, wie bekannt, die ersten Erscheinungen der Entwickelung des jungen Embryo im gelegten Ei, falls dasselbe, wie gewöhnlich, befruchtet war, schon abgelaufen sind.

Merkwürdig sind die vereinzelten Vorkommnisse viviparer Arten inmitten oviparer und ovoviviparer Tierkreise, und umgekehrt. Teleostier wie Selachier haben mehrere vivipare Arten, bei denen denn auch eine Begattung und innere Befruchtung stattfindet. Für Teleostier vergl. u. a. BLAKE in Journ. of Anat. and Physiol., Vol. II, p. 280 und Vol. III, p. 30, 1868. Unter den Reptilien sind einige Arten, wie die Blindschleiche (Anguis fragilis), die Kreuzotter (Pelias berus) und Lacerta vivipara lebendig gebärend, bei den Amphibien einige Salamanderarten u. a. Nur bei den Vögeln kommt keine Ausnahme vor, während wir in den Monotremen wieder eierlegende Säugetiere haben.

IV. Gemeinsames für beiderlei Geschlechtszellen, Spermien und Eier.

Am Ende unserer Darstellung des gegenwärtigen Standes der Lehre von den Geschlechtszellen angelangt, müssen wir noch einige Verhältnisse zur Sprache bringen, die den Spermien und den Eiern gemeinsam sind: 1) Die Abkunft derselben von den Stammzellen und Urgeschlechtszellen BOVERI's und die Frage ihrer Homologie. 2) Die Unterschiede der männlichen

und weiblichen Geschlechtszellen. 3) Der Einfluß der Geschlechtszellen auf die Bestimmung des Geschlechts und der äußeren Geschlechtscharaktere. 4) Der Hermaphroditismus. 5) Die Parthenogenesis. 6) Die Kopulation von Spermium und Ei, und die verschiedenen Befruchtungsformen und 7) Die Abhängigkeit der Geschlechtsbestimmung von den Geschlechtszellen.

Wir gehen nur der Vollständigkeit und Abrundung der Darstellung wegen, um nichts zu übergehen, was sich auf die Geschlechtszellen bezieht, auf diese Dinge ein. An anderen Orten, insbesondere im nachfolgenden Kapitel, kann erst manches seine vollständige Erledigung finden.

α. Die Abkunft und Homologie der Geschlechtszellen. Die Entstehung der Gonaden.

Es war nicht zu vermeiden, daß wir bei der voraufgegangenen Darstellung zu wiederholten Malen die Frage nach der Herkunft der Geschlechtszellen streifen mußten. Vergl. p. 160 ff., 222 ff., 355 und 387.

Die Frage nach der Herkunft der Geschlechtszellen lautet, wie sie an den genannten Orten bereits gestellt ist: Entstehen die Geschlechtszellen in jedem Embryo als den übrigen Körperzellen gleichwertige Bildungen, die sich später ebenso zu Spermien und Eiern weiter differenzieren, wie eine andere Zelle zu einer Nervenzelle, wieder eine andere zu einer Epithel- bezw. Muskelzelle, oder aber, ist ihre Anlage schon bei der ersten Teilung der Eizelle in einer der beiden Furchungszellen vorgebildet, so daß sich die erste Geschlechtszelle direkt aus der Eizelle — oder bei der geschlechtlich befruchteten Eizelle aus einem Oospermium — wieder also direkt aus einer Geschlechtszelle entwickelt?

Kann diese Frage bejaht werden, so folgt unmittelbar, daß Eizellen und Spermatiden bezw. Spermien homologe Bildungen sind.

Zur näheren Feststellung dieser Homologie und der Beziehungen von Samen und Ei sind noch einmal die Spermiophylogenese und die Oophylogenese in ihren Grundzügen nebeneinander zu stellen. Daran schließen sich kurze Betrachtungen über das Keimepithel und Follikelepithel, sowie über die Entwickelung der beiderlei Geschlechtsdrüsen, die Orchiogenese und Oophorogenese. Nach diesen drei Richtungen hin soll im Folgenden ein kurzer Ueberblick versucht werden.

Es mußte schon auffallen, daß bei den Poriferen, s. Fig. 59, die Geschlechtszellen zerstreut im Körperparenchym liegen und daß sie bei den Cölenteraten in verschiedenen Keimblättern zu finden sind (p. 381 II). Indessen haben diese Erfahrungen ihrer Zeit noch keinen Anlaß gegeben, die Geschlechtszellen den Körperzellen gegenüber zu stellen.

M. NUSSBAUM ist wohl der Erste, welcher (M. 2395 u. 683 u. 684) 1879, auf Grund eigener thatsächlicher Befunde[1]) es klar

1) Ohne eigene Befunde als Unterlage zu haben, sprechen sich schon 1872 GALTON (On Blood relationship. Proc. roy. Soc. XX, 1872), G. JAEGER, Physiologische Briefe über Vererbung, abgedruckt im Lehrbuch der allgemeinen Zoologie, Bd. II, 1878, E. HAECKEL und A. RAUBER, Personalteil und Germinalteil des Individuums, Zool. Anz. IX, 1886, worin auf eine frühere einschlägige Aeußerung RAUBER's verwiesen wird, für die Trennung des Metazoenleibes in einen somatischen

ausgesprochen hat, daß von vornherein bei der Furchung der Eizelle sich zweierlei Zellen sondern, die er als „Geschlechtszellen" und Zellen, aus denen sich der Leib des Embryo aufbaut, schied. Für die letzteren führt NUSSBAUM keinen besonderen Namen ein, der Name „Geschlechtszellen" wird von ihm ausdrücklich in dieser Beziehung gebraucht. Ich führe zwei Sätze NUSSBAUM's (683) hier wörtlich an:

1) „Die Geschlechtszellen der Forelle lassen sich als solche zu einer Zeit nachweisen, wo der WOLFF'sche Gang sich noch nicht abgeschnürt hat; bei Fröschen kann man diese Zellen, von denen alle Geschlechtsstoffe, sowohl im männlichen als im weiblichen Geschlecht, ihren Ursprung nehmen, auf Furchungskugeln zurückführen, aus denen die Dotterplättchen erst zu einer Zeit schwinden, wenn die Anlage der bleibenden Batrachierniere (Urniere) schon einen hohen Entwickelungsgrad erreicht hat und im ganzen übrigen Leibe der Larve ähnliche Zellen nicht mehr vorkommen".

2) „Demgemäß kann man sagen, daß bei den Tieren, die zur Erhaltung ihrer Art besondere Geschlechtsstoffe ausbilden und sich nicht durch einfache Teilung oder Sprossung vermehren, das befruchtete Ei in zwei Teile sich sondert, von denen der eine den Leib des Individuums aufbaut, der andere dagegen die Keime der kommenden Generation darstellt und durch einen wohl zu charakterisierenden histologischen Vorgang entweder den männlichen oder den weiblichen Typus erhält. Die Befruchtung ist die Copula zweier homologer Zellen".

SEMPER (M. 2953) und BRAUN (M. 2899) waren für die Wirbeltiere die Ersten, welche entwickelungsgeschichtlich die Homologie der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen darthaten. Mir (591) war es nicht gelungen, die Entwickelung des Hodens und damit die Herkunft der Samenbildungszellen aufzuklären; ich kam vielmehr irriger Weise auf einen Unterschied in der Herleitung der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen hinaus, obwohl ich festzustellen vermochte, daß in der Anlage des Keimepithels bei beiden Geschlechtern dieselben Geschlechtszellen — ich hielt sie durchweg für Ureier — vorhanden wären. Ich verwertete seiner Zeit diesen Befund zu Gunsten der Erklärung des Hermaphroditismus.

Bei Wirbellosen (Nematoden) hat zuerst REICHERT (695a) Eizellen und Samenmutterzellen als durch ihre Bildung gleichwertige Elemente angesprochen. Bald darauf kamen die zahlreichen Beobachtungen an Insekten, welche sowohl die gleiche Bildungsweise der männlichen und weiblichen Geschlechsprodukte darthaten, als auch das frühzeitige Auftreten der Geschlechtszellen in gesonderter Anlage erwiesen. Ich beziehe mich hierfür vorzugsweise auf die gründlichen Untersuchungen von HEYMONS (661, a u. b).

Für die Dipteren und Aphiden war es durch WEISMANN (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 13), METSCHNIKOFF (ibid. Bd. 16), BALBIANI (Compt. rend., T. 95) und WITLACIL (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 40) seit längerer Zeit bekannt, daß schon während der ersten Furchungsstadien sich Zellen hervorheben, die man Polzellen (ROBIN) nannte und aus denen sich die Keimdrüsen und Keimzellen

---

und sexuellen Anteil aus. NUSSBAUM gab die ersten thatsächlichen Daten und WEISMANN's eingehende Darstellungen und kritische Erörterungen lenkten die allgemeine Aufmerksamkeit auf dies große Problem.

herausbilden. RITTER (Zeitschr. f. wiss. Zool.) bestätigte dies neuerdings für Chironomus, während die Untersuchungen NOACK's (ibid. Bd. 70, 1901) bei Dipteren Zweifel lassen. Frühanlagen von Geschlechtsorganen zeigen auch die Arachniden, z. B. die Skorpioniden nach BRAUER (ibid. Bd. 57 u. 59). Wichtig für diese Frage sind vor allem die Crustaceen durch die Untersuchungen GROBBEN's (Arb. d. zool. Inst. zu Wien, 1879), bei Moina und HAECKER's (652a, 654a) bei Cyclops geworden; auf die Untersuchungen HAECKER's, sowie auf BOVERI's Arbeit komme ich weiter unten noch zurück. Es sind hiermit die einschlägigen Angaben betreffend die Wirbellosen keineswegs erschöpft. Eine erste zusammenfassende Besprechung gab O. HAMANN: „Die Urkeimzellen im Tierreich und ihre Bedeutung". Für Wirbeltiere haben die Beobachtungen von EIGENMANN (636) und BEARD (615a, 616, 616 I, II, III) die Sonderung der Geschlechtszellen bis zu noch früheren Stadien der Entwicklung geführt als es NUSSBAUM gelungen war. In dem Objecte EIGENMANN's, dem Teleostier „Micrometrus aggregatus" liegen sie zu früher Zeit zerstreut im Ektoderm wie im Entoderm. BEARD wies sie in größerer Zahl bei jungen Embryonen von Raja batis nach und verfolgte ihre Wanderung vom Dottersack zwischen Splanchnopleura und Darmanlage zur Geschlechtsleiste hin; er meint, daß die RÜCKERT'schen „Megasphären" zu den Geschlechtszellen gehörten. Schon vorher hatten BALFOUR (M. 584, 586), RÜCKERT (M. 2946 u. 2947) und K. RABL (691) bei Selachiern frühzeitig auftretende Geschlechtszellen beschrieben.

Die wichtigsten Beobachtungen auf diesem Gebiete verdanken wir jedoch BOVERI bei Ascaris megalocephala (306 u. 622a—c, ferner M. 3246). Er vermochte den positiven Nachweis zu führen, das hier schon bei der ersten Zweiteilung des Eies eine Trennung der Art eintritt, daß ausschließlich in der einen Furchungszelle, der Stammzelle I. Ordnung, BOVERI, die Anlage der späteren Geschlechtszellen, der männlichen wie der weiblichen, ihren Sitz hat. Die andere Zelle, BOVERI's somatische Urzelle I. Ordnung, giebt nur Gewebszellen des betreffenden Embryo den Ursprung. Ich verweise auf die S. 222 und 223 an der Hand einer schematischen Figur BOVERI's gegebene Darstellung.

Bei Ascaris megalocephala sind die Stammzellen, Urgeschlechtszellen und Geschlechtszellen gegenüber den somatischen Zellen im wesentlichen charakterisiert 1) durch einen reicheren Gehalt an Chromatin, 2) durch eine ausgesprochen heterotypische Kinese, 3) durch eine geringere Größe bei den ersten Stammzellen, durch eine bedeutendere Größe bei den späteren Stammzellen, Urgeschlechts- und Geschlechtszellen. Bei Cyclops nennt V. HAECKER (653), abgesehen von der heterotypischen Kinese und der dauernden Trennung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen, welches beides den ersten Furchungszellen überhaupt zukommt, als Charakteristikum das Auftreten der von ihm so genannten „Ektosomen" (Aussenkörperchen) und eine Verlangsamung des Teilungsvorganges. Die Ektosomen sind kleine Körnchen, welche jeweilig an dem einen Pole der Spindelfigur bei den kinetischen Teilungen auftreten, später sich zu gröberen Brocken zusammenballen, in den ruhenden Kernen aber schwinden.

Die Ungleichheit in dem Chromatingehalte der Somazellen und Keimzellen wird bei Ascaris dadurch herbeigeführt, daß die Chromosomen der ersten Somazelle sowohl, wie die der aus den Teilungen der Stammzellen neuentstandenen Somazellen während des Ablaufes ihrer ersten Teilung in 2 Tochtersomazellen einen Teil ihres Chromatins abstoßen. Die abgestoßenen Stückchen schwinden allmählich in dem Protoplasma der Tochterzellen, indem sie sich aufzulösen scheinen (Diminutionsprozeß HERLA, 658a).

In der nachfolgenden Figur BOVERI's ist der Unterschied der beiden ersten Furchungskugeln ersichtlich.

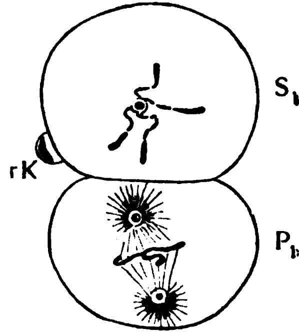


Fig. 154. Die beiden ersten Furchungskugeln von Ascaris megalocephala. S_1 die erste Ursomazelle; dieselbe giebt nur Somazellen den Ursprung und zeigt an den beiden Chromatinschleifen (Chromosomen) einen teilweisen Zerfall in kleine Bröckel (Chromatinreduktion). Die untere Zelle, P_1, ist die erste Stammzelle. Sie zeigt im Aequator der kinetischen Figur die beiden Chromosomen unverändert. Von ihr gehen alle Geschlechtszellen aus. *r.K.* Richtungskörperchen.

Ob die zuerst auftretenden fertig gebildeten Geschlechtszellen schon geschlechtliche Charaktere haben, d. h. ob sie männliche oder weibliche Keimzellen sind, ist bis jetzt nicht zu entscheiden gewesen.

Für die Geschlechtszellen sind schon eine ganze Anzahl Namen herangezogen worden: „Genitalzellen", „Sexualzellen", „Fortpflanzungszellen" SEMON (M. 2951 und 2952), „Keimzellen", „Urkeimzellen" (O. SCHULTZE, Grundriß der Entwickelungsgeschichte, Leipzig 1897, p. 425), „Vorkeimzellen" C. K. HOFFMANN (M. 2912, 2913), „Polzellen" (s. p. 401) und „Germ-cells" BEARD.

Eine Hauptfrage ist, was denn die Geschlechtszellen liefern? Liefern sie in letzter Instanz nur die Spermien und die Eier oder auch die vegetativen Hodenzellen, das Epithel der Ausführungswege und die interstitiellen Hodenzellen LEYDIG's beim Manne, bezw. außer den Eizellen die Epithelzellen der GRAAF'schen Follikel und die der ausführenden Wege beim Weibe? Damit hängt denn auch die weitere Frage zusammen, ob wir fürderhin noch ein Keimepithel in dem Sinne anzunehmen haben, wie es von BORNHAUPT und WALDEYER begründet worden ist?

Beide Fragen lassen sich zur Zeit noch nicht sicher beantworten. HEYMONS stellte für Phyllodromia fest, daß die Follikelepithelzellen der Eiröhren, vom Beginn ihrer Unterscheidungsmöglichkeit an, sich als unabhängig von den Geschlechtszellen auftretend erwiesen (661a). GIARDINA läßt die „Nährzellen" und die Eizellen gemeinsamen Ursprunges sein, s. p. 387. BOVERI, welcher diese Frage bei Ascaris megalocephala experimentell zu lösen suchte, gelangte zu keinem verwertbaren Ergebnisse. Daß die muskulösen, bindegewebigen und nervösen Bestandteile der Geschlechtsorgane nebst deren Gefäßen nicht von den Geschlechtszellen abzuleiten sind, bedarf

keines Beweises; es handelt sich hier um die Epithelien, Follikelepithel und SERTOLI'sche Zellen, und vielleicht noch um die interstitiellen Zellen.

Wie ist nun das Verhalten der Geschlechtszellen zu dem Keimepithel anzusehen? Man kann der Meinung sein, daß, wie unter anderen BEARD meint, die Geschlechtszellen nur örtlich mit den Epithelzellen der Geschlechtsdrüsen, dem Keimepithel, zusammenliegen, mit anderen Worten, ihm beigemengt sind, ohne aber aus ihm hervorzugehen. Das würde also heißen, da fraglos bei der Bildung der GRAAF'schen Follikel oder der gewundenen Hodenkanälchen deren Epithelzellen, sowie die Ureier bezw. die Ursamenzellen — sicher ein Teil derselben — aus dem Keimepithel in das Innere der Follikel (Hodenkanälchen) gelangen, daß das bisher als einheitlich aufgefaßte Keimepithel aus zwei verschiedenen Bestandteilen sich zusammensetzte, aus den Geschlechtszellen und aus den zugehörigen Epithelzellen. Die eben erwähnten Befunde von HEYMONS bei Phyllodromia sprechen dafür. Die Sache kann aber auch anders liegen. Es könnten die Geschlechtszellen durch wiederholte Teilung soweit sich in der Form abändern, daß sie von den späteren Keimepithelzellen sich im äußeren nicht unterschieden, und daß diese selbst aus ihnen hervorgingen. Dann bliebe der Begriff „Keimepithel", wie ihn WALDEYER aufgestellt hat, zu Recht bestehen; denn es könnten im weiteren individuellen Entwickelungsgange einzelne Zellen dieses aus den Geschlechtszellen hervorgegangenen Keimepithels, durch Form- und Wachstumsänderungen, sich aufs neue vor den übrigen zu charakteristischen Geschlechtszellen herausbilden.

Indem man anerkennen muß, daß der zuerst durch M. NUSSBAUM in bestimmter Weise ausgesprochene und durch BOVERI sicher begründete Begriff und Nachweis der Geschlechtszellen einen großen Fortschritt auf dem Wege unseres biologischen Wissens bedeutet, ist die Frage nach der Bedeutung des Keimepithels naturgemäß in den Hintergrund getreten. Immerhin wird man diesen Namen als passend für den Epithelüberzug der Geschlechtsdrüsen beibehalten können, insofern dieses Zellenlager sicher die Quelle der Epithelzellen der Keimstätten (GRAAF'schen Follikel und gewundenen Hodenröhren) bleibt. Aber ungleich wesentlicher ist die Frage, ob die Ursprungszellen der Geschlechtsprodukte in einer von Geschlecht zu Geschlecht gesondert fortlaufenden Keimbahn sich bewegen und in einem ausgesprochenen Gegensatze zu sämtlichen Zellen des übrigen Körpers stehen, ob mit kurzen Worten jedes Metazoen- und Metaphyten-Individuum eine Art Doppelwesen ist, in welchem die Geschlechtszellen allein die Kontinuitäts-Kette mit den Ahnen herstellen und für die Zukunft aufrecht erhalten, während den einzelnen Kettengliedern die Leiber der Individuen gleichsam aufgepfropft sind.

In dieser Fassung stimme ich meinerseits gern der WEISMANN'schen Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas zu, d. h. also in der Annahme besonderer Keimzellen; sie ist auch diejenige, welche durch BOVERI, ZUR STRASSEN (568a) u. a. eine thatsächliche Unterlage erhalten hat. Auf die Abweichungen, welche in der von WEISMANN selbst durchgearbeiteten Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas liegen — s. No. 724, 725 — gegenüber der einfachen Annahme einer Kette von Geschlechtszellen, kann hier unmöglich eingegangen werden; ich habe

sicherlich nicht nötig, auf die hohe Bedeutung der Auseinandersetzungen WEISMANN's noch besonders hinzuweisen.

Die Aufstellung des Keimepithels war eine Etappe auf dem Wege der Erkenntnis, die der Stammzellen (Geschlechtszellen) ist ein weiterer Fortschritt.

Freilich fehlt noch eine ausgiebigere Begründung für die Existenz derselben im Kreise der Lebewesen; es sind bis jetzt nur einzelne Geschöpfe — streng genommen, wohl nur Ascaris megalocephala — für welche der Beweis primordialer Sonderung der Geschlechtszellen geliefert ist; aber man darf doch wohl sagen, daß in solchen grundlegenden Dingen eine wesentliche Differenz schwerlich anzunehmen ist. Es fehlt ferner der ununterbrochene Nachweis vom Uebergange der ersten Stammzelle durch deren Abkömmlinge bis zu einer Ei- oder Samenzelle unter Berücksichtigung des Verhaltens der Keimepithelzellen zu den Geschlechtszellen. Immerhin scheint die Annahme besonderer Geschlechtszellen im Sinne M. NUSSBAUM's mir hinreichend begründet, um sie eingehender zu besprechen.

BEARD, das sei hier noch zugefügt, glaubt die Germ-cells auch mit der Entstehung der neuerdings von WILMS als „Embryome" bezeichneten Bildungen (Teratome, R. VIRCHOW) in Verbindung bringen zu sollen.

Aus dem Schema BOVERI's p. 222, Fig. 54 erhellt, wie die Keimzellen oder Geschlechtszellen — eingeschlossen die Stammzellen — durch die ganze Reihe der genetisch mit einander verbundenen Lebewesen eine kontinuierliche Kette, die „Keimbahn" bilden. Wir sehen in der Figur eine der Geschlechtszellen zu einem Reifei O_1 heranwachsen; zu diesem gesellt sich ein Spermium (Sp_1), von einem Individuum gleicher Art in derselben Weise abstammend, und der Vorgang beginnt von neuem. So geht die Keimbahn gleichsam in gerader Linie ununterbrochen weiter, so lange die Art überhaupt besteht, einer langgestreckten Wurzel gleich, von der in gewissen Abständen die einzelnen Individuen wie Schößlinge oder Seitensprossen ihren Ursprung nehmen. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung wird jedesmal am Ursprunge eines solchen Seitensprosses eine Geschlechtszelle aus einer andern Keimbahn eingeschoben.

Die Folgerungen aus dieser Lehre von der Kontinuität der Geschlechtszellen sind fast unabsehbar für die gesamte Biologie; ich verweise hier insbesondere auf die verschiedenen, diesem Gegenstande gewidmeten Abhandlungen WEISMANN's (M. 1150—1153, 3255, 2024—2027, 2402, 2403). Um nur einiges anzudeuten, so ergiebt sich in erster Linie, wie schon Eingangs dieses Abschnittes, p. 400, bemerkt, die Homologie der beiderlei Geschlechtszellen, der männlichen und der weiblichen; ferner kann eine aussichtsvolle Theorie der Befruchtung und Vererbung erst auf Grund der Keimbahnlehre aufgebaut werden; endlich übt diese Lehre einen unverkennbaren Einfluß auf die Descendenztheorie; sie verknüpft die Metazoen mit den Protozoen, indem die Stammzellen der Metazoen an die Protozoen sich anschließen.

Nachdem wir im Vorhergehenden die Aufgabe dieses Abschnittes (IV α) nach zwei der p. 400 angeführten Richtungen behandelt haben, erübrigt noch die zusammenfassende und vergleichende Besprechung nach der dritten hin, nach der Entstehung der Gonaden, der

Hoden und der Eierstöcke, die Darstellung der Orchiogenese und Oophorogenese. Wir beschränken uns hierbei auf die Wirbeltiere.

Indem wir bezüglich der Geschichte der Lehre von der Entstehung und Ausbildung der Geschlechtsdrüsen auf die sehr vollständige Darstellung Coert's (627) verweisen, gliedern wir unsere Besprechung in folgende Abschnitte:

1) Die erste Anlage der Geschlechtsdrüsen, welche deshalb besonders besprochen werden muß, weil sie noch keine Differenzierung, weder nach der männlichen, noch nach der weiblichen Seite hin erkennen läßt.

2) Die Entwickelung der männlichen Geschlechtsdrüse, die Orchiogenese.

3) Die Entwickelung der weiblichen Geschlechtsdrüse, die Oophorogenese.

Wir werden bei dieser Darstellung besonders ins Auge fassen, inwieweit etwa die mitzuteilenden Entwickelungsvorgänge der Annahme besonderer Geschlechtszellen im Nussbaum'schen Sinne günstig sind, und müssen auch in einzelnen Punkten wieder auf die das Keim- und Follikelepithel betreffenden Fragen zurückkommen. Erst nach der Darstellung der Orchio- und Oophorogenese werden sich auch die homologen Beziehungen der Geschlechtszellen, sowie die ihrer Bildungsstätten genauer bestimmen lassen, als das bislang möglich war.

1. Die erste Anlage der Geschlechtsdrüsen.

Die bisher noch nicht besprochene erste Anlage der Geschlechtsdrüsen erscheint bei den Säugetieren, Vögeln und Reptilien (s. Fig. 146) äußerlich in Form eines leicht erhabenen, wenig scharf abgegrenzten Streifens an der medialen Fläche der Urniere. Man unterscheidet an ihm ein proximales und distales Ende, eine freie, zur Cölomhöhle gewendete Fläche und eine in das Stroma der Urniere übergehende Basis.

Ich vermochte seiner Zeit nachzuweisen, daß diese Anlage ebenso wie die der Urniere in letzter Instanz, soweit wir dies bis jetzt sagen können, auf diejenigen Zellen der Remak'schen Mittelplatte zurückzuführen ist, welche den medialen Winkel der Cölomspalte begrenzen.

Ein feiner Durchschnitt durch die Gonade aus einer Zeit, in welcher noch keine Unterscheidung von Hoden und Ovarium möglich ist (Kaninchen-Embryonen von 10—12 Tagen), zeigt eine meist einschichtige, nach Art eines Epithels dieselbe deckende Zellenlage, welche sich allseitig ohne scharfe Grenze in das Cölomepithel fortsetzt, darunter ein zartes Gewebe vom Charakter eines Mesenchyms (Coert, 627), welches in das Stroma der Urniere übergeht. Die Zellen dieses Gewebes sind meist nicht von den deckenden „Epithelzellen“ — wir wollen sie gleich so nennen — zu unterscheiden. In dem Epithel und dicht darunter finden sich schon jetzt jene großen, hellen, kugeligen Zellen mit großen Kernen, welche man gewöhnlich als „Ureier“ oder „Ursamenzellen“ bezeichnet hat — Fig. 146.

Bei einem Kaninchenembryo von 13 oder noch besser von 14 Tagen ist die Geschlechtsunterscheidung gleichfalls noch nicht möglich; man findet bei solchen Embryonen aber die unter dem Epithel liegende, nun bereits ziemlich dicke Gewebslage aus zwei deutlich differenzierten

Schichten bestehend, aus einer oberflächlichen mit dem Epithel kontinuierlichen Schicht etwas größerer Zellen mit helleren Kernen und aus einer basalen Schicht kleinerer Zellen mit dunkleren Kernen (COERT). Letzterer giebt an, gestützt auf den Befund reichlicher Mitosen im Epithel, daß beide Schichten aus einer Wucherung dieses Epithels hervorgegangen seien, erst die untere, dann die obere ohne scharfe zeitliche Trennung, wenigstens sagt er nichts darüber. v. WINIWARTER beschreibt, wie angegeben, p. 362, die Sache ähnlich wie COERT, betont aber mehr eine zeitliche und räumliche Trennung der beiden Wucherungsprodukte. Beide Autoren stimmen darin überein, daß aus dem basalen kleinzelligem Gewebe das Rete testis (nach COERT auch die Tubuli recti testis), bezw. das Rete ovarii hervorgehe, aus dem oberflächlichen, größerzelligen und helleren Gewebe, unter weiterer Beteiligung des Epithels, die übrigen parenchymatösen Bestandteile der Geschlechtsdrüsen.

2. Die Entwickelung der männlichen Geschlechtsdrüse, Orchiogenese.

Nach den Angaben COERT's findet bei den Geschlechtsdrüsenanlagen, welche sich zu Hoden entwickeln, eine weitere Beteiligung des Oberflächenepithels, welches wir von jetzt ab als Keimepithel bezeichnen wollen, nicht mehr statt. Aus der subepithelialen großzelligen Anlageschicht entstehen durch eigenes Proliferationswachstum ihrer charakteristischen Zellen, unter Beteiligung des mehr und mehr deutlich werdenden Stromagewebes, die Tubuli contorti, mit ihrem gesamten Bestande an Zellen, Ursamenzellen und SERTOLIschen Zellen. Ein Unterschied zwischen diesen beiderlei Zellen hinsichtlich ihrer Herkunft kann mit unseren jetzigen Hilfsmitteln, soweit ich sehe, nicht gemacht werden. Später bildet sich die Samenkanälchenmembran, zuerst als sehr feine Membrana propria, aus. Die primären Tubuli contorti sind noch volle Zellenstränge, keine hohlen Tubuli. Sobald die Bildung der gewundenen Samenkanälchen aus ihrem zelligen Blastem beginnt, wuchern bindegewebige Elemente zwischen dieses Blastem und das Oberflächenepithel hinein und trennen beides voneinander, so daß bei der männlichen Keimdrüse keine weitere Einwucherung des Epithels und Bildung neuer Samenkanälchen von hier aus mehr stattfinden kann. Das Rete testis gliedert sich nach COERT in einen extraglandulären und intraglandulären Teil; letzterer liefert, wie bemerkt, auch die Tubuli recti, welche sich mit den Anlagen der Tubuli contorti in offene Verbindung setzen; wie sich letzteres im feineren Geschehen vollzieht, ist bis jetzt nicht aufgeklärt. Dasselbe gilt von der später eintretenden Verbindung des extraglandulären Teiles mit demjenigen Teile der Urnierenkanälchen, welche ich seiner Zeit als Sexualteil der Urniere unterschieden habe.

Nach diesen Befunden COERT's, deren Deutung ich nach der Einsicht von Präparaten v. SKROBANSKY's von Schweineembryonen zustimmen möchte, geht also kein Teil der Kanälchen des Hodens aus der Urniere hervor, alle vielmehr aus dem Cölomepithel (Keimepithel). Ich hebe dies wiederholt hervor, weil — siehe die Darstellung p. 162 ff. und die p. 360 ff. mitgeteilten Angaben über die Beteiligung von Urnierenkanälchen an der Bildung des Hodenparenchyms — eine solche Beteiligung von verschiedenen Seiten angenommen worden ist.

3. Die Entwickelung der weiblichen Geschlechtsdrüse, Oophorogenese.

Nach Coert vollzieht sich beim Kaninchen und der Katze die Oophorogenese im Prinzipe zwar gleich wie die Orchiogenese, im einzelnen jedoch verschieden. Zunächst haben wir, wie bei der Hodenanlage und aus der indifferenten Anlage hervorgegangen, das Keimepithel, darunter das periphere Blastem und unter diesem wieder das kleinzellige, basale, das Rete-Blastem Coert's. Letzteres liefert die Kanälchen des Rete ovarii und setzt sich auch mit einigen Ductuli efferentes des Epoophoron in offene Verbindung. Das periphere (subepitheliale), aus größeren Zellen bestehende Blastem wird durch einwucherndes Bindegewebe unvollkommen in zwei Teile zerlegt; der zum Rete-Blastem gewendete tiefere liefert unter weiterem Proliferationswachstum und unter Mitwirkung des Bindegewebes die Markstränge, der oberflächlichere bleibt mit dem Keimepithel stets in Verbindung bis zum Aufhören der Follikel- und Eibildung und liefert die v. Winiwarter'schen Keimschläuche (Pflüger'sche Schläuche, Eiballen). In diesen erscheinen die Generationen der Eier von den Oogonien an, welche v. Winiwarter geschildert hat (s. p. 240 u. 362). Aus dem dort über v. Winiwarter's Ergebnisse Mitgeteilten folgt, daß dieselben in den Hauptpunkten mit Coert's Darstellung stimmen; nur läßt, wie bemerkt, v. Winiwarter die Anlage der Markstränge und der Keimschläuche in zwei verschiedenen Zeiten nacheinander erfolgen.

Während nun bei der Orchiogenese die einzelnen Anlagen verbunden bleiben, löst sich dieser Zusammenhang bei der Ovarialanlage in deren weiterer Ausbildung wieder auf, und zwar durch Atrophie und anderweite Rückbildung, insbesondere der Markstränge und des Rete ovarii. Damit trennen sich die etwa verbleibenden Reste des letzteren vom Epoophoron und von den Marksträngen. Von letzteren verbleiben gleichfalls Reste, bei einigen Tieren, z. B. Hund und Katze, mehr, bei anderen (Kaninchen) weniger. Die Trennung der Keimschläuche von den Marksträngen vollzieht sich im wesentlichen durch die Umbildung der ersteren in die geschlossenen Follikel. Nach Aufhören der Follikel- und Eibildung erfolgt auch die Trennung des Keimepithels von der Follikelzone unter Schwund der Verbindungsstränge, invaginations épithéliales v. Winiwarter's. (S. Fig. 142.)

Ich verweise noch auf die bei Besprechung der Oogenese der einzelnen Wirbeltierklassen über deren Ovarialanlage gemachten Angaben, p. 375.

Die Arbeiten Coert's und v. Winiwarter's sind dieser kurzen Rekapitulation der Genese der Geschlechtsdrüsen zu Grunde gelegt worden, weil sie die neuesten und weitaus eingehendsten Darstellungen dieses Gegenstandes sind und weil sie sich auf die Säugetiere beziehen. Was andere Species von Säugetieren anlangt, so kenne ich aus v. Skrobansky's demnächst mitzuteilenden Untersuchungen die das Hausschwein betreffenden Präparate; von anderen Wirbeltieren genauer die Gonadengenese beim Huhn, in den thatsächlichen Befunden stimmen sie mit den Angaben und Abbildungen der beiden genannten Autoren so weit überein, daß ich auch aus diesem Grunde deren Darstellung hier gefolgt bin.

Von den Angaben anderer Untersucher soll hier noch auf Borsenkow (M. 2898), Prenant (2834 u. 2835) Schulin (M. 1907) und Laulanié (M. 1889) verwiesen sein. Nagel's und Wendeler's Untersuchungen wurde bereits gedacht. Borsenkow, Prenant, Schulin und Laulanié finden bei der ersten Anlage der Geschlechtsdrüsen keinen Unterschied zwischen deckenden epithelialen Zellen und den übrigen mehr in der Tiefe liegenden Zellen; die ganze primitive Geschlechtsdrüse sei aus gleichartig erscheinenden Zellen zusammengesetzt; dieselben sollen sich weiterhin in die späteren parenchymatösen und desmoiden Bestandteile der Gonaden differenzieren.

Coert und v. Winiwarter stimmen in nachstehenden Hauptpunkten überein: 1) Die parenchymatösen Bestandteile der männlichen und weiblichen Gonaden stammen sämtlich in letzter Instanz vom Cölomepithel ab, sowohl die Zellen, welche den Inhalt der Samenkanälchen bilden, Ursamenzellen und deren weitere Abkömmlinge, die Spermien, mit den sie umgebenden Samenepithelzellen, d. i. den Anlagen der vegetativen Hodenzellen (Fußzellen, Sertoli'schen Zellen), s. p. 164 ff., als auch die Oogonien und deren Abkömmlinge, die Oocyten und die Reifeier mit ihren Follikelepithelzellen. Weiterhin gehören hierher die Epithelzellen der Tubuli recti und des Rete testis einerseits wie die der Markstränge und des Rete ovarii andererseits. Beide Autoren nehmen hierbei an, daß aus einer Cölomepithelzelle (Keimepithelzelle) durch direkten Uebergang eine Spermatogonie oder eine Oogonie werde, während andere Keimepithelzellen direkt in Follikelepithelzellen übergingen. Durch mitotische Teilungen ist für ausreichendes Zellenmaterial gesorgt.

Was insbesondere die Stellung der Follikelepithelzellen anlangt, so führe ich noch folgenden Satz aus v. Winiwarter's Abhandlung hier an (l. c. p. 76): „Il en résulte aussi que les cellules folliculeuses ont une structure analogue aux oogonies, quelles ont la même provenance et que morphologiquement il est impossible de distinguer l'oogonie de la future cellule folliculeuse.“

Coert ist nicht geneigt, denjenigen Abschnitt des Cölomepithels, der zur Keimdrüsenanlage gehört und den Geschlechtszellen den Ursprung giebt, als etwas Besonderes, als ein „Keimepithel“ in dem Sinne Waldeyer's anzusehen; wiederholt betont er, daß es ganz gleich sei dem übrigen Cölomepithel, daß es höchst wahrscheinlich auch an der Bildung des mesenchymatösen Stromagewebes teilnehme, und daß, vergl. die Angaben p. 239 u. 356, vielfach Ureier in dem Cölomepithel außerhalb der Embryonalanlage, insbesondere am Mesovarium, gefunden würden.

2) Keinerlei parenchymatöser Bestandteil der Gonaden stammt von Urnierenkanälchen ab. Es wurde bereits vorhin betont, daß die früher so vielfach angenommene Beteiligung von Urnierenkanälchen am Aufbau der Geschlechtsdrüsen, namentlich an dem der weiblichen, durch die neueren Untersuchungen sehr fraglich geworden sei. Ich bin auf Grund meiner jetzigen Erfahrungen gleichfalls zu dieser Ansicht gekommen.

3) Die Bildungen der Spermien und der Eier erfolgt in ganz bestimmten Abschnitten des Gonadenparenchyms, die der Spermien ausschließlich in den Tubulis contortis, die der Eier so gut wie ausschließlich in dem subepithelialen Parenchymlager und dessen Abkömmlingen, den Keimschläuchen (boyaux germinatifs)

v. Winiwarter's — Rindensträngen Coert's — Pflüger'schen Schläuchen, Eiballen Waldeyer's. Wenn, wie p. 364 angegeben, vereinzelte Ureier- und Follikelbildungen auch in anderen Teilen des Ovarialparenchyms, insbesondere in den Marksträngen gefunden werden (v. Kölliker, Rouget, Bühler u. a.), so scheinen diese nicht zur endgiltigen Reife zu kommen. Auch in diesem Punkte stimme ich Coert und Winiwarter völlig bei.

Nach dieser übersichtlichen Zusammenfassung der thatsächlichen Ergebnisse lassen sich nunmehr die Homologieen zwischen den männlichen und den weiblichen Gonaden aufstellen.

Daß im großen und ganzen zwischen beiden Gonaden eine fast vollständige Homologie besteht, geht hervor aus ihrer bis in das Einzelne gehenden gleichen Entwickelung von derselben Anlage aus, wird unterstützt durch ihre gleichwertige topographische Lagerung und ihr deskriptiv-anatomisches Verhalten, vor allem endlich durch die so häufig als normale Vorkommnisse beobachteten hermaphroditischen Zustände, insbesondere diejenigen Fälle, in denen ein und dieselbe Geschlechtsdrüse zu einer bestimmten Zeit aus denselben zu ihr gehörigen Zellen Spermien, zu einer anderen Zeit Eier hervorbringt. Siehe darüber weiter unten. Läßt sich zeigen, daß die die Spermien und Eier bildenden Zellen durchweg schon in den Furchungszellen als Stammeszellen Boveri's angelegt sind, dann ist damit ein weiterer Stützpunkt für die Homologie gewonnen. Wir kommen darauf gleich zurück.

E. Van Beneden hat für die einzelnen Abschnitte des Gonadenparenchyms bei Fledermäusen folgende Beziehungen angenommen, ohne jedoch streng homologe Begründung damit geben zu wollen:

Ovarium:	Testis:
1) cordons médullaires pleins	Tubuli contorti
2) cordons médullaires tubulaires	Tubuli recti
3) corps réticulé	Rete testis

Die cordons médullaires pleins entsprechen den Rindensträngen (Keimschläuchen, boyaux germinatifs), die cordons tubulaires den Marksträngen, das corps réticulé dem Rete ovarii der vorhin angewendeten Namengebung.

Coert macht darauf aufmerksam, daß sich der Annahme dieser Beziehungen als streng homologer die Thatsache in den Weg stellt, daß die Rindenstränge des Eierstockes sowohl zeitlich als räumlich sich nicht in gleicher Weise entwickeln wie die Tubuli contorti. Es bestehe demnach zwischen beiden keine vollständige Homologie. Ebensowenig bestehe eine solche zwischen den Marksträngen und den Tubulis rectis. Er ist geneigt, die ovarialen Markstränge phylogenetisch zu erklären aus der Annahme, daß bei den früheren Formen der Säugetiere dieselben Ausführungswege für die Eier bestanden hätten wie für die Spermien, wie dies noch die Acranier, Knochenfische u. a. zeigen; d. h. die Eier wären vom Eierstocke aus durch ein Kanalsystem derselben Art, wie es beim Hoden besteht, ausgeführt werden; die Markstränge seien als ein übrig gebliebener Teil eines solchen Kanalsystems zu deuten. Für die nähere Begründung muß auf das Original verwiesen werden.

Ueber die homologen Beziehungen zwischen männlichen und weiblichen Keimzellen handeln noch Janssen's (120a, 120b) und für die Pflanzen Goebel.

P. 200 wurde bereits bemerkt, daß physiologisch die Epithelzellen der Samenkanälchen und deren Abkömmlinge, die Fußzellen (SERTOLI'schen Zellen) den Follikelzellen der Eiröhren und GRAAF'schen Follikel gleich zu achten wären. Indem wir die Herkunft beiderlei Zellen zu Grunde legen, dürfen wir sie auch für homologe Bildungen in demselben Grade erklären, wie er für die Ei- und Samenzellen besteht.

Lassen sich nun aus den mitgeteilten Angaben über die Entwickelung der Gonaden Anhaltspunkte für eine frühe Vorbildung der Geschlechtszellen auch bei den höheren Wirbeltieren, insbesondere bei den Säugetieren, gewinnen? Wenn man die Angaben von NUSSBAUM (683, 683d, 684) für Amphibien und neuerdings für das Huhn, von C. K. HOFFMANN (M. 1113 u. 3521) für Vögel und Selachier, von BEARD (ll. cc.) für die Selachier, und von EIGENMANN (l. c.) für Knochenfische — vergl. auch die übrigen p. 401 u. 402 genannten Autoren — heranzieht, so haben wir bereits eine stattliche Reihe von guten Beobachtungen, welche für die Existenz NUSSBAUM'scher Geschlechtszellen bei den Wirbeltieren sprechen. Nur für Säugetiere ist meines Wissens nichts dergleichen beigebracht worden, s. das p. 239 Gesagte. Aus den hier mitgeteilten Angaben läßt sich für diese Tierklasse auch nur wenig entnehmen, was zu Gunsten der frühen Entstehung der Geschlechtszellen spräche. Ich rechne indessen dahin die Angaben von BORSENKOW, PRENANT, SCHULIN und LAULANIÉ, betreffend die indifferente Beschaffenheit der Zellen der ersten Anlage; dieselbe kann in einem für die Annahme früh auftretender Geschlechtszellen günstigen Sinne gedeutet werden, insofern sie für diese erste Zeit einen Gegensatz zwischen einem als Quelle für die Spermien und Eier fungierenden Keimepithel und den darunter gelegenen Zellen beseitigt. In demselben Sinne kann die Bemerkung COERT's, daß es anfänglich schwierig sei, das Cölomepithel von der übrigen Gonadenanlage abzugrenzen, herangezogen werden und endlich das wiederholt erwähnte Vorkommen von Zellen, die den Urgeschlechtszellen ähnlich sehen, an anderen Bezirken des Cölomepithels. Das ist bis jetzt für die Säugetiere alles. Manche weitere Untersuchungen werden hier noch nötig sein, um diese kapitale Frage zum Austrage zu bringen.

β) Unterschiede zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen.

Nachdem wir diejenigen Verhältnisse hervorgehoben haben, welche den beiderlei Geschlechtszellen, männlichen und weiblichen, gemeinsam sind, gleiche Entstehungsweise, gleiche Entwickelung bis zur reifen Form u. a., muß auch von ihren Unterschieden die Rede sein. Wir sprechen hier natürlich nicht von den gröberen Unterschieden zwischen einem Reifei und einem Spermium, oder richtiger einer Spermatide, sondern von etwaigen feineren Unterschieden bei den zarteren Strukturverhältnissen und von solchen, die etwa bereits zwischen den Ursamenzellen und den Ureiern, oder gar bei den Stammzellen BOVERI's bestehen. Wir können gleich sagen, daß für die letzteren bis jetzt keine Unterschiede bekannt geworden sind.

Auf einen Punkt bei den gröberen Unterschieden ist hier jedoch nochmals zurückzukommen, und zwar auf das Verhältnis der Masse des Protoplasmas in einer reifen Eizelle und in einer Spermatide,

s. p. 90. Bei vielen Eiern, z. B. denen der Selachier, Vögel, Reptilien und Amphibien, ist die Protoplasmamenge des Ooplasma ungleich viel größer; nichtsdestoweniger möchte ich jedoch an dieser Stelle nochmals auf die p. 204 erwähnte Betrachtung von BRANDES hinweisen.

Von feineren Unterschieden wären hier zu nennen die p. 177, 188 u. 279 besprochenen Verhältnisse der Sphärenapparate, vor allem die Ausbildung derselben zu Dotterkernen mit Untergang der Centriolen bei den Oocyten, während sie bei den Spermien einesteils zu den Perforatorien sich umgestalten, anderenteils die Centriolen in bemerkenswerter Ausbildung als „Halsknötchen“ (Centrosomknötchen) fortbestehen. Weiterhin wäre auf die AUERBACH'schen Untersuchungen (612) über ein verschiedenes färberisches Verhalten der männlichen und weiblichen Kernsubstanz hinzuweisen. Es sollen (untersucht wurden verschiedene Fische, Amphibien und Gallus domesticus) die chromatophilen Bestandteile der Keimbläschen und die Dotterkörper bei Doppelfärbungen sich vorzugsweise mit roten Farbstoffen färben — Erythrophilie — während der Kopf der Spermien die blaue Farbe wählt — Kyanophilie. Erythrophil ist dagegen der Spermienschwanz; das Protoplasma der Eizellen zeigt keine ausgesprochene färberische Neigung, ist, wie AUERBACH sich ausdrückt, amphichromatisch, jedoch häufiger erythrophil.

Ich teile zwar die Bedenken, welche PAPPENHEIM (188) u. A. gegen diese Unterscheidungen AUERBACH's ausgesprochen haben, kann jedoch nicht umhin zu bemerken, daß ich mich an des letzteren eigenen Präparaten von der Richtigkeit seiner Angaben für die betreffenden Species überzeugt habe. Uebrigens haben WILSON und MATTHEWS (605a) und WATASÉ (M. 3428) für Spermien AUERBACH's Ergebnisse bestätigt, letzterer mit der interessanten Einschränkung, die sich auch aus Befunden LUKJANOW's (Einige Bemerkungen über sexuelle Elemente beim Spulwurme des Hundes, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIV, p. 397, 1889) ergiebt, daß nach erfolgter Kopulation Eikern und Spermakern gleiche färberische Reaktion zeigen. So scheint mir eine ausgedehntere Nachprüfung nicht wertlos; insbesondere sollten dabei Oogonien und Spermatogonien, junge Oocyten und Spermatocyten, so wie Stammzellen, z. B. von Ascaris megalocephala, berücksichtigt werden.

Wichtiger als die noch unsicheren färberischen Verschiedenheiten sind die Angaben von E. ZACHARIAS (265, wo auch weitere Litteratur), welche darthun, daß der Kern der männlichen Sexualzellen bei gewissen Pflanzen viel reicher an Nuklein ist als der betreffende weibliche Kern, sowohl der Kern der Eizelle, als auch der nach NAWASCHIN bei der Doppelbefruchtung befruchtete Polzellenkern.

Nach den bisherigen Ermittelungen, vergl. darüber unter anderen SCHÖNFELD (231), lassen die Vorgänge, welche an den Kernen der Spermatocyten und Oocyten in deren Wachstumsperiode ablaufen, im großen und ganzen einen Vergleich zwar zu, doch wäre es verfrüht, diesen schon jetzt im einzelnen ziehen zu wollen. Ob namentlich die flaschenbürstenförmigen Gerüststränge auch bei der Spermiogenese ein Homologon finden, ist mir zweifelhaft.

γ) **Der Einfluß der Geschlechtszellen auf die Bestimmung des Geschlechts und seiner äußeren Charaktere.**

Wir fassen in diesem Abschnitte zweierlei zusammen, eines steht aber dem anderen nahe. Das erste zur Erörterung zu Stellende ist die Frage, ob die Geschlechtszellen selbst es sind, welche das künftige Geschlecht des aus einem Oospermium hervorgehenden Embryo bestimmen. Diese Frage hängt mit der prospektiven Ei- bezw. Spermiumstruktur zusammen und wurde bei Erörterung der ersteren, p. 341, schon berührt. Sie kann, im Bejahungsfalle, weiter in die folgenden zerlegt werden:

1) Liegt es in der Eizelle allein, das Geschlecht im Oospermium zu bestimmen oder im Spermium allein, mit anderen Worten: giebt es, kurz ausgedrückt, männliche und weibliche Reifeier, oder, umgekehrt, männliche und weibliche Spermien?

2) Haben die Eizellen und die Spermien nur **eine** geschlechtliche Potenz und welche?

Die Beantwortung dieser Frage ist begreiflicherweise vom größten biologischen Interesse, wie überhaupt das ganze Gebiet von der Bestimmung des Geschlechts. Doch haben wir uns hier auf den etwaigen Anteil der Geschlechtszellen zu beschränken. Ich werde mich hier kurz fassen und mit Hinweis auf die neuen Erörterungen von Beard (616 IV), V. Haecker (654a), Petrunkewitsch (687b), O. Schultze (706 I) und Watasé (M. 3428) nur bemerken, daß alle Genannten den Beginn der Geschlechtsbestimmung in irgend ein Stadium der Heranbildung der Geschlechtszellen selbst verlegen. Beard geht am weitesten zurück, indem er diese Bestimmung bereits in den von ihm sogenannten „germ-cells" des betreffenden weiblichen Organismus bestehen läßt: „The determination of sex for the next generation thus lies with the germ-cells of the female Metazoon organism", — l. c. p. 762.

Im übrigen schließt Beard's Erklärung der Geschlechtsbestimmung manche Verwickelung ein, zumal er, wie es ja nötig ist, auch den Hermaphroditismus und die Parthenogenesis mit berücksichtigen muß. So nimmt er an, daß bei der Ueberführung der Lebewesen aus dem ursprünglichen geschlechtslosen zum geschlechtlichen Zustande 4 Geschlechtsgameten entstanden seien: zwei Formen von Eiern, männliche und weibliche, und zwei Formen von Spermien. Die Beweise hierfür erblickt Beard in dem ziemlich häufigen Vorkommen eines Dimorphismus bei den Eiern und in den parthenogenetischen Zuständen mit verschiedener Geschlechtsbestimmung der Eier, s. p. 341 und weiter unten, unter Abschnitt „Parthenogenesis". Für die Spermien verweist er auf die Arbeiten von M. v. Brunn, Brock, Auerbach und insbesondere von Meves (172a und 172c), sowie auf die gleichfalls ziemlich zahlreichen Befunde von geringerem Dimorphismus bei Samenfäden, s. p. 152.

Haecker hält die Möglichkeit der viererlei Geschlechtszellen Beard's offen; bei gewissen Rädertieren (Dinophilus) und bei einigen Pflanzenläusen (Phylloxera) sei der Fall von zweierlei Eiern: Männcheneiern und Weibcheneiern und entweder indifferenten oder gar hermaphroditischen Spermien realisiert. Er sowohl wie Petrunkewitsch und besonders O. Schultze diskutieren eingehender die sonstigen Möglichkeiten

und Theorien der Geschlechtsbestimmung, welche letztere man in eine progame, syngame und epigame unterscheiden kann. Bei der progamen Bestimmung hat das Ei dieselbe in sich, bei der syngamen wird das Geschlecht im Augenblicke der Befruchtung entschieden, sei es durch das Spermium allein, oder durch das Zusammenwirken von Ovium und Spermium; bei der epigamen werden noch die früheren Embryonalstadien als indifferent angenommen und damit vielen Einflüssen, die während der ersten Entwickelung noch einwirken können, Thür und Thor geöffnet. Die progame Geschlechtsbestimmuug durch das Ei hat die meisten Anhänger; sie ist bereits von B. S. SCHULTZE und PFLÜGER vor vielen Jahren aufgestellt und experimentell (PFLÜGER) verteidigt worden. Vgl. die neueste Mitteilung B. S. SCHULTZE's Centralblatt für Gynäkologie, 1903, No. 1. — Ihr stimmen A. RAUBER (692) und BEARD, wie für die Mehrzahl der Fälle auch O. SCHULTZE bei, wie mir scheint, auch PETRUNKEWITSCH, der jedoch außerdem eine syngame Bestimmung zuläßt. Für letztere war DÜSING in seiner bekannten grundlegenden Abhandlung (Jenaische Zeitschr., Bd. XVII, 1884) im wesentlichen eingetreten. O. SCHULTZE hält die syngame Bestimmung für völlig unerwiesen. Die Lehre von der Epigamie, die seiner Zeit kein Geringerer ls LEUCKART (Art. Zeugung in R. WAGNER's Handwörterbuch, Bd. IV) verfocht, findet unter den neueren ernst zu nehmenden Arbeiten über diesen Gegenstand keine Verteidigung mehr.

Schließlich seien noch einige nackte Thatsachen angeführt, welche für die eine oder andere Annahme sprechen. Für progame Bestimmung ist anzuführen, daß einige Zwillinge und Doppelmißbildungen stets dasselbe Geschlecht haben; doch ist dies Factum nicht absolut zwingend; es kann auch syngam aufgefaßt werden. Progam müssen aber die Erfahrungen bei der Parthenogenesis gedeutet werden; parthenogenetische Eier können sich sowohl zu männlichen wie weiblichen Individuen entwickeln. Eine syngame Deutung lässt die bei den Hymenopteren festgestellte Thatsache zu, daß unbefruchtete Eier männliche, befruchtete aber weibliche Nachkommen liefern. Vergl. übrigens hierzu noch die neueren Veröffentlichungen von PETRUNKEWITSCH (687a, 687b), WEISMANN (722) und DICKEL (631b), welcher letztere der von PETRUNKEWITSCH und WEISMANN energisch verteidigten Lehre von dem geschlechtsbestimmenden Einflusse der Befruchtung bei den Bienen entgegentritt und einen solchen vielmehr in der Einwirkung von Drüsensekreten der die Eier pflegenden Arbeitsbienen sucht, wie dies nach den Beobachtungen GRASSI's bei den Termiten der Fall zu sein scheint (B. GRASSI e A. SANDIAS, Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi, Atti dell' Accademia Gioënia delle Sc. nat., (4) Vol. VI e VII, Catania 1893). WEISMANN macht (722) mit Recht darauf aufmerksam, daß sehr wohl die erwähnten Drüsensekrete (Speichel und Aehnliches) einen Einfluß auf die Geschlechtsentwickelung haben können, während die Geschlechtsbestimmung einzig und allein von der Befruchtung (oder Nichtbefruchtung) abhängig sei. Bei den Termiten können sowohl die Arbeiter, wie die Soldaten und Geschlechtstiere männlich oder weiblich sein, und dies wird durch die Befruchtung bestimmt; ob aber ein Individuum Arbeiter, Soldat oder Geschlechtstier wird, das hängt dann von der Ernährung, bezw. Bespeichelung ab.

Daß auf die Eizelle während der Oogenese geschlechtsbestimmend eingewirkt werden kann, lehrt das schlagende Experiment NUSSBAUM's (684) bei dem bekannten Rädertiere Hydatina senta. Jedes ♀ legt

entweder nur weibliche oder nur männliche Eier, welche weder durch die Befruchtung noch nach geschehener Befruchtung geschlechtlich mehr beeinflußt werden können. Wohl aber können die Weibchen selbst progam, und zwar durch ihre Ernährung, bestimmt werden: alle schlecht ernährten Weibchen liefern männliche, alle gut ernährten weibliche Eier. Bei Hydra viridis, welcher Polyp der Regel nach Hermaphrodit ist, aber auch eingeschlechtliche Individuen zeitigt, erzielte NUSSBAUM durch den Wechsel der Ernährung bald die ausschließliche Bildung männlicher, bald die weiblicher Gonaden.

Versuche, welche O. SCHULTZE 2 Jahre hindurch bei Mäusen nach verschiedenen Richtungen hin anstellte, ergaben keinen Anhaltspunkt für eine Beeinflussung der Geschlechtszellencharaktere, wohl aber zeigten sie, daß die Hypothesen, welche über einen Einfluß des Alters der Zeugenden oder des Alters der Geschlechtsprodukte, wie über einen Einfluß der geschlechtlichen Inanspruchnahme, der Inzucht und Incestzucht u. a. aufgestellt worden sind, für die Maus nicht zu verteidigen sind, sicher also keine allgemeine Geltung haben.

Weitere Nachweise über diese Fragen und die umfangreiche betr. Litteratur finden sich in dem Referate HENNEBERG's (Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausg. von MERKEL und BONNET, Bd. VII, 1898, p. 697) und in dem Werke ORCHANSKY's, Étude sur l'hérédité normal et morbide, St-Petersburg. 4. 1894.

Daß das Vorhandensein von thätigen Geschlechtsdrüsen die Entwickelung der äußeren Geschlechtscharaktere beeinflußt, welchen Punkt wir als den zweiten in diesem Abschnitte zu besprechenden hinstellen, ist eine uralte Erfahrung, die das bei Haustieren und sicher seit vorgeschichtlichen Zeiten auch beim Menschen geübte „Kastrieren“ (Verschneiden) gelehrt hat, so wie die Erscheinungen beim Auftreten der Pubertät. Diese letzteren sprechen dafür, daß es vorzugsweise die Anwesenheit und Ausbildung der Geschlechtszellen selbst ist, durch welche in einer uns noch nicht verständlichen Weise dieser so mächtige und mannigfache Einfluß, der sich bis auf die Gehirnthätigkeit erstreckt, ausgeübt wird. Indessen kann es nicht von vornherein bestritten werden, daß etwa auch die Sekretionsthätigkeit der SERTOLI'schen Zellen im Hoden, über welche neuerdings insbesondere REGAUD (222 IX) und LOISEL (153k) weitere Mitteilungen gebracht haben, sowie die Thätigkeit der Follikelepithelien (REGAUD et POLICARD 525a—d), selbst vielleicht die der interstitiellen Zellen, hier mit in Frage kommen. Als neueste Publikation auf diesem Gebiete sei die Mitteilung von FOGES (639b) erwähnt.

Eine scheinbare Ausnahme von der Bestimmung der äußeren Geschlechtscharaktere durch die Geschlechtsdrüsen (Geschlechtsprodukte) bildet der Pseudohermaphroditismus (s. unter δ).

δ) Hermaphroditismus.

Unter Hermaphroditismus wird, ganz allgemein gefaßt, das Vorkommen von beiderlei Geschlechtsorganen und Geschlechtscharakteren bei einem und demselben Individuum verstanden, gleichgültig, ob diese Organe oder Charaktere vollkommen oder unvollkommen ausgebildet sind.

Nach KLEBS (Handbuch der pathologischen Anatomie, I, 1876), der einen schon von J. FR. MECKEL verfolgten Einteilungsplan aufnahm und durchführte, pflegt man gewöhnlich einen Hermaphro-

ditismus verus und spurius, oder Pseudohermaphroditismus zu unterscheiden. Beim ersteren sind bei demselben Individuum Keimorgane vorhanden, welche beiderlei Sexualzellen, ♂ wie ♀ hervorbringen, Entweder sind nun diese Keimorgane gesondert oder in einem Organe vereinigt, welches dann als „Zwitterdrüse“ bezeichnet wird.

Der Pseudohermaphroditismus wird als masculinus benannt, wenn die Geschlechtsdrüsen männlich, die übrigen Geschlechtsorgane und der äußere Habitus ganz oder zum Teil weiblich sind, im umgekehrten Falle spricht man von einem Pseudohermaphroditismus femininus.

Die vorstehende Einteilung genügt dem praktischen Bedürfnisse, reicht jedoch für eine wissenschaftliche Fassung nicht aus. Stephan (708 I) hat jüngst nach dieser Richtung hin eine neue gegeben:

Hermaphroditismus	effectivus	autogamus reciprocus successivus
„	potentialis (s. potis)	foecundus sterilis
„	rudimentarius	glandularis tubularis externus.

Beim effektiven Hermaphroditismus handelt es sich um eine Form, bei der wirklich befruchtungsfähige Keimzellen gebildet werden und zu bestimmungsgemäßer Verwendung kommen. Findet Selbstbefruchtung statt, wie man sie bei isoliert lebenden parasitischen Hermaphroditen annehmen darf (Bandwurmglieder sollen sich jedoch gegenseitig befruchten), so haben wir die autogame Form, bei wechselseitiger Befruchtung (Lumbricinen, Schnecken u. a.), die reciproke; bringt die vorhandene Zwitterdrüse zuerst nur Keimzellen einer Art, dann nur die der anderen hervor, die successive (Myxine). Hierbei können erst Spermien und darauf die Eier gebildet werden, oder es geschieht umgekehrt — Proterandrie, Protogynie.

Der potentiale Hermaphroditismus (Hermaphroditismus „potis“ wäre wohl der richtige lateinische Ausdruck) will besagen, daß alle Anlagen für eine doppelte Geschlechtsthätigkeit thatsächlich vorhanden sind, daß sie aber aus irgend einem Grunde nicht zu regelrechter Funktion kommen. Kommt nur ein Apparat nicht zur Thätigkeit, dann funktioniert das hermaphroditische Wesen nicht hermaphroditisch, sondern unisexuel, es handelt sich dann um einen Hermaphroditismus potentialis foecundus; fehlt die Funktion beiden sonst gut ausgebildeten Apparaten, dann handelt es sich um einen Hermaphroditismus potentialis sterilis.

Die Zunamen glandularis, tubularis und externus zum Hermaphroditismus rudimentarius wollen besagen, daß im ersteren Falle die Keimdrüsen, im zweiten die ausführenden Wege, im dritten die äußeren Genitalien oder auch nur der Gesamthabitus hermaphroditische Verhältnisse in mehr oder minder ausgeprägter Weise zeigen. Unter die Rubrik des Hermaphroditismus rudimentarius fallen die meisten der bei den höheren Vertebraten und beim Menschen beobachteten Fälle. Dies und die Thatsache, daß die Protozoen und Protophyten, wenn auch Konjugation, so doch keine individuelle Sexualität zeigen, ferner der Umstand, daß zwischen den Keimdrüsen und den Ge-

schlechtszellen Homologie besteht, führt, abgesehen von manchen anderen Erwägungen, zu dem Schlusse, daß der Hermaphroditismus nicht der primäre Zustand der Bisexualität ist, sondern ihr als die einfachere Form höchstens in Parallele gesetzt werden kann, wenn er nicht aus ihr abgeleitet werden muß. Vgl. darüber A. LANG, Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl. (Mollusca), p. 373, Jena, G. Fischer, 1900, ferner BENDA und STEPHAN, l. c., l. c. w. u. Besondere Verhältnisse, wie singuläre Lebensweise, Befestigung am Wohnplatze, Parasitismus, langsame Fortbewegung, wie bei den Schnecken u. a., spielen bei der Enstehung des Hermaphroditismus als entferntere Ursachen mit, und so erklärt es sich, daß er bei den Wirbeltieren, je höher sie entwickelt sind, als effektive Form gar nicht mehr vorkommt. Die meisten Beispiele der letzteren Form liefern die Wirbellosen. Fakultativ und rudimentär findet er sich bei den Amphibien und bei wenigen Teleostiern, bei einzelnen derselben und Myxine auch effektiv, s. p. 376 und 379. Als primären Hermaphroditismus sieht HAECKER die Fortpflanzungsweise der Volvox-Kolonieen an; vielleicht gehören auch Spongien und Ctenophoren zu den Geschöpfen mit primärem Hermaphroditismus (654a).

Unter den Wirbellosen zeigen den regelmäßigen effektiven Hermaphroditismus außer den p. 385 aufgeführten Mollusken die wenigen noch lebenden Arten der Ecardines (Brachiopoda), z. B. die Entenmuschel, Lingula anatina, die Bryozoa, die Tardigraden (Arachnoidea), die Cirrhipedia (Crustacea), unter den Würmern die Oligochaeta und einzelne Polychaeta (Anneliden), die Hirudinea, einige Rhabditis-Arten (Nematoda), die meisten Plathelminthes und einige Nemertini, unter den Echinodermen einige lebendig gebärende Ophiuren, wie Amphiura, und die Molpadida und Synaptida, ferner die Ctenophora, die Gattung Hydra und einige andere Polypomedusen, einige Anthozoa, wie Cerianthus, und manche Porifera (Coelenterata).

Zwitterdrüsen finden sich bei dem ganzen Kreise der Hermaphroditen doch nur in den selteneren Fällen, am verbreitetsten noch bei den Mollusken, Lamellibranchiaten wie Gasteropoden. In solchen Drüsen können, wie bemerkt, die Eier und Spermien gleichzeitig und in allen Abteilungen der Drüse durcheinander oder nacheinander entstehen, endlich in verschiedenen Abteilungen der Drüse nebeneinander (Pteropoda); dies führt dann über zu der häufigeren Form der Zwitter mit getrennten Keimdrüsen. Bei Nacktschnecken stellte BABOR den merkwürdigen Fall fest, daß ein und dasselbe Tier temporärer Zwitter sein kann, indem es sowohl vor wie nach der Zwitterperiode eingeschlechtlich ist.

Bei den Phalangiden (Arachnoidea) bilden sich in einzelnen Fällen Eier in den Hoden aus, die jedoch nicht zur Verwendung gelangen, sondern sich zurückbilden. Solche Verhältnisse finden sich nicht selten bei den Amphibien, insbesondere bei den Raniden und Bufonen. Bei diesen letzteren findet sich noch ein nicht sicher zu deutendes Organ, BIDDER'sches Organ, in Form eines rudimentären Eierstocks am oberen Ende der Keimdrüse bei beiden Geschlechtern; es bilden sich auch Eier in demselben aus, die sich jedoch nur bis zu einer gewissen Stufe entwickeln und dann regelmäßig degenerieren. Von den Ovarien ist es nicht so scharf ge-

schieden, wie von den Hoden; zuweilen entstehen in ihm auch Spermien. Bei den geschlechtsreifen Weibchen bildet sich das Organ zurück. Es zeigt eine auffallend starke Vaskularisation, welche die der Keimdrüsen weit übertrifft. Stephan meint, im Anschlusse an die meisten anderen Beobachter, unter denen vor allen noch Knappe (442b) zu nennen ist, daß es morphologisch einem rudimentären Eierstocke entspreche, indessen durch eine innere Sekretion (Zerfallsprodukte der rudimentären Eier) eine bedeutsame, allerdings noch unbekannte Funktion zu erfüllen habe. Policard (C. r. Soc. de Biologie, 1901, citiert bei Stephan) sah nach Exstirpation des Organs die Tiere zu Grunde gehen.

Bei denselben ♂ Kröten, die ein Bidder'sches Organ besitzen, findet sich übrigens außerdem noch hermaphroditische Eibildung in den Hoden. Man bezeichnet solche Hoden als „Ovotestes". Daß bei den geschlechtsreifen ♀ Bufonen sich das Bidder'sche Organ zurückbildet, stimmt sehr wohl mit der angenommenen Funktion desselben; denn dann werden im funktionierenden Ovarium selbst reichlich Eier, die zur Regression kommen, erzeugt.

Für Weiteres und für Litteraturangaben ist bezüglich der Vertebraten auf die Abhandlung von Stephan (708 II), den Bericht Bonnet's (618), die Mitteilungen von K. Benda (Ergebnisse der allgemeinen Pathologie und pathologischen Anatomie, herausgegeben von Lubarsch und Ostertag, Bd. I, Wiesbaden 1897) und Fr. Friedmann (642) zu verweisen; ferner siehe bezüglich der Evertebraten Korschelt-Heider (666a). Einzelnes Bemerkenswerte geben noch Boswald (617), G. Brühl (625), Cole (627a), Delitzin (631), Dörrwächter (633), Duchanek (635), J. Frank (641), Garth (643), Guéricolas (649), Guinard (651), Kopsch und Szymonowski (666), Messner (673, Fall von Hermaphroditismus verus beim Menschen), Salén (701, dasselbe), W. Nagel (681, Kritik der beim Menschen als Hermaphroditismus verus beschriebenen Fälle), Sangalli (702), Sumner (710), Taruffi (711), v. La Valette St. George (713) und Ward (720). Ueber die bisher beim Menschen und bei den höheren Wirbeltieren beobachteten Fälle sei noch besonders bemerkt, daß, wenn auch beiderlei Keimdrüsenanlagen vorhanden waren, dieselben doch niemals beide zur vollen funktionellen Ausbildung gediehen sich erwiesen.

ε) Parthenogenesis, Ephebogenesis. Chreozygie. Apogamie. Merogonie.

Mit dem von R. Owen (On Parthenogenesis or the successive production of procreating individuals from a single ovum, London 1849) aufgestellten und von C. Th. v. Siebold (Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen, Leipzig 1856) zuerst auf die richtigen Fälle eingeschränkten Namen „Parthenogenesis" oder „Jungfernzeugung" bezeichnet man denjenigen Vorgang, bei dem sich ein unbefruchtetes Ei normal entwickelungsfähig erweist: der von Verworn (Die physiologische Bedeutung des Zellkerns, Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie, Bd. LI, p. 81) vorgesehene umgekehrte Fall, daß sich ein Spermium embryonal weiterentwickelte, wird von Rawitz als „Ephebogenesis", „Jünglingszeugung" benannt.

Als normales Vorkommnis, welches in regelrechter Weise zum Entwickelungsgange gehört, ist die Parthenogenesis, sowohl bei Tieren wie bei Pflanzen, eine seltene Erscheinung, viel seltener als der Hermaphroditismus. Bei Tieren finden wir sie hauptsächlich unter

den Würmern (Rotatorien) und Arthropoden (Phyllopoden, Ostrakoden, Aphiden, Hymenopteren und Lepidopteren). Bei Wirbeltieren ist normale Parthenogenesis durch nichts bestimmt erwiesen, siehe das p. 88 Gesagte. Unter den Pflanzen zeigen sie die zu den Fadenpilzen gehörenden Saprolegnien, Chara crinita (Characeen), Marsilia (Pteridophyta), ja auch Phanerogamen, wie Antennaria alpina, Alchemilla-Arten nach Juel und Murbeck, und in besonders interessanter Weise nach Solms-Laubach und Treub Ficus hirta (Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, Sér. 2, Vol. III, p. 124, 1902).

Nach allem, was wir wissen, stellt die Parthenogenesis einen von der Amphigonie sekundär erworbenen Zustand dar, der den betreffenden Lebewesen zur Erhaltung ihrer Art gewisse Vorteile bringt, ähnlich dem Hermaphroditismus. Weismann (M. 2403, p. 94) giebt als solchen Vorteil die möglichst intensive Vermehrung an, welche offenbar durch die Parthenogenesis gesetzt wird.

Die Parthenogenesis kann als dauernde oder als fakultative Einrichtung bestehen. Ein besonderes Interesse hat sie in letzter Zeit dadurch gewonnen, daß, wie es scheint, allen Eiern die Fähigkeit innewohnt, sich ohne spermische Befruchtung, oder, wie man sagen kann, „aspermisch“ zu entwickeln: künstliche Parthenogenesis (Loeb), deren gegenwärtiger Ausbau sich auf die bahnbrechenden Versuche der Brüder Hertwig (M. 1255) stützt.

Es handelt sich, so scheint es, darum, einen für das betreffende spermisch unbefruchtete Ei adäquaten Reiz zu finden, der den normalen Befruchtungsreiz des Spermium zu ersetzen vermag. Erprobt sind insbesondere von Loeb: Herabsetzung des osmotischen Druckes bei geeigneter Temperatur (für Seeigeleier), Zusatz von geringen Mengen eines Kaliumsalzes zum Seewasser (für Eier von Chaetopterus), eines Calciumsalzes (für Eier von Amphitrite) — K-, Na-, Li-, Sr- und Mg-Salze erwiesen sich hier wirkungslos —. Eier von Asterias konnten durch Einwirkung von Wasserstoffionen (erzielt durch geringen Zusatz einer $\frac{n}{10}$ anorganischen Säure zum Seewasser) zur Furchung angeregt werden, welche Prozedur wieder bei anderen Eiern wirkungslos blieb. Bei dem vorhin erwähnten Objekte Treub's, der Ficus hirta Vahl, scheinen Insektenstiche den erforderlichen Reiz abzugeben. A. Mathews (472b) erzielte parthenogenetische Entwickelung durch Schütteln der Eier bei Seesternen.

Loeb meint, daß, wie bemerkt, vielleicht alle Eier ein parthenogenetisches Vermögen haben, daß aber unter normalen Bedingungen die parthenogenetische Entwickelung so langsam ablaufe, daß das Ei absterbe, ehe es ihm möglich ist ein vorgeschritteneres Entwickelungsstadium zu erreichen. Durch die künstlichen Mittel werde der Prozeß beschleunigt.

Bis jetzt ist es in keinem Falle gelungen, die Entwickelung bei der künstlichen Parthenogenesis so weit zu treiben, wie bei der natürlichen; man hat jedoch bei Wirbellosen schon vorgeschrittene Larvenformen zu Wege gebracht. Daß man bei eingehenderen Studien noch weiter kommen werde, darf man wohl voraussetzen. Bei Wirbeltieren (Amphibien) ist noch nicht viel erreicht worden. Die neuesten bei Rana temporaria von Henneguy (407a) unternommenen Ver-

suche mit Salzlösungen ergaben eine Art Zerklüftung der Eier; die Segmente enthielten aber keine Kerne. Henneguy spricht deshalb nur von einer Pseudosegmentation und von Pseudosegmenten.

Bald liefert die Parthenogenesis ausschließlich männliche Nachkommen — Arrenotokie (Leuckart — Bienen), bald, wenigstens in einer ganzen Reihe von Generationen, nur weibliche — Thelytokie (v. Siebold, Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden, Leipzig 1871, p. 225 — manche Phyllopoden, wie die Cladoceren u. a.), Blattwespen vergl. Blochmann (M. 1952); endlich geht, wie es scheint, bei den meisten derjenigen Schmetterlinge, wo fakultative Parthenogenesis besteht (z. B. Bombyx) sowohl ♂ wie ♀ Nachkommenschaft aus den unbefruchteten Eiern desselben Weibchens hervor.

Im großen und ganzen zeigen die Eier bei regulärer Parthenogenesis keine Besonderheiten, doch sind solche in Bezug auf die Größe und Beschaffenheit der Schale bei den Rädertieren und bei Phylloxera beobachtet worden, hängen indessen wohl kaum mit der Parthenogenesis selbst zusammen. Es muß aber hervorgehoben werden, daß es sich durchaus um regelrecht gebildete, mit allen Attributen versehene Eier handelt, nicht um „Pseudova“, wie man die parthenogenetischen weiblichen Sexualzellen früher wohl angesehen und benannt hat.

Weitaus die meisten untersuchten parthenogenetisch sich entwickelnden Eier bilden nur ein Richtungskörperchen bei ihren Reifeteilungen, für andere (bei Apis, Blochmann, bei Liparis, Platner) werden zwei angegeben.

Schon Blochmann (M. 1952 u. 1953) war es aufgefallen, daß bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern, wie es Weismann 1885 (724) für Daphniden, ohne jedoch die Einzahl besonders zu betonen, und Blochmann 1887 (M. 1952) für die Aphiden festgestellt hatte, nur ein Richtungskörper auftrete. Blochmann suchte die Bedeutung dieser Einzahl bei parthenogenetischen Eiern gegenüber der Zweizahl bei den amphigonen offenbar nach einer anderen Richtung hin als Weismann, der kurz darauf 1887 (M. 2025) das von ihm sogenannte „Zahlengesetz der Richtungskörperchen“ aufstellte. Dies Gesetz stützt sich nach der neueren Fassung Weismann's (M. 2403) insbesondere auf die von O. Hertwig bei den Reifeteilungen von Ascaris megalocephala ermittelten Thatsachen und will besagen, daß bei parthenogenetischen Eiern die zweite Reifeteilung, bezw. die Ausstoßung des zweiten Richtungskörperchens wegfallen muß (s. Fig. 55), weil ihnen durch Spermiumbefruchtung keine neuen Chromosomen zugeführt werden und sie sich somit ihren Chromosomenbestand erhalten müssen. Bei spermisch befruchteten Eiern wird durch den Spermakern neue Chromosomenmasse hinzugeführt; der sich ergebende Ueberschuß soll durch die Abstoßung des 2. Richtungskörperchens ausgeglichen werden. Siehe jedoch hierzu das Kapitel „Eireifung und Befruchtung“.

Wenn Blochmann (l. c.) und Platner (M. 2344) neuerdings auch bei parthenogenetischen Eiern (bei Apis und Liparis) 2 Polzellen beobachtet haben, so hat Brauer (307b) gezeigt, daß diese Befunde einerseits (bei Blochmann) noch nicht hinreichend sicher gestellt sind, andererseits (bei Platner) die Möglichkeit besteht, daß die Eier seines Objektes (Liparis) nicht zur weiteren Entwickelung kamen.

Wertvoll ist der jüngst erhobene Befund von PETRUNKEWITSCH (514b), daß die parthenogetischen Eier von Artemia salina ein Centrosom (Centriol) besitzen. Dies spricht für die Lehre BOVERI's von der Rolle der Spermien bei der Befruchtung, daß sie nämlich der Eizelle das Centriol zuzuführen hätten, da, wie wir sahen, der befruchtungsbedürftigen Eizelle das Centriol fehlt.

Die an sich sehr beachtenswerten Versuche von RAWITZ (692b) beweisen meines Erachtens nicht das Vorkommen einer **Ephebogenesis** in dem Sinne, wie RAWITZ mit VERWORN (siehe vorhin) diesen Begriff gefaßt hat. (Siehe auch BOVERI 622e, Anm. zu p. 165.) Thatsächlich erreichte RAWITZ, indem er Spermien von Sphaerechinus granularis zu entkernten, aber sonst ganzen Eiern von Holothuria tubulosa — nicht kernlosen Eistücken wie BOVERI und DELAGE — brachte, Furchungsvorgänge und Entwickelung bis zur Blastulabildung unter gleichzeitiger Teilung des eingedrungenen in einen Spermakern verwandelten Spermienkopfes. Es gelang dies auch bei Verwendung von unreifen Eiern, wie bemerkt werden mag, da angegeben worden ist (s. 666a, p. 208), daß man bis jetzt nur bei reifen Eiern an überzählig eingedrungenen Spermienköpfen, die sich zu Kernen umbildeten, Teilungen beobachtet habe. Ueberhaupt erinnert der ganze von RAWITZ beschriebene Vorgang an das Verhalten der Nebenspermien bei polyspermisch befruchteten Eiern, vergl. insbesondere RÜCKERT (534). Ephebogenesis im strengen Wortsinne als Gegenstück zur Parthenogenesis würde aber nur dann vorliegen, wenn man ein Spermium auf irgend eine Weise allein zu einer Teilung, die mindestens an Furchung erinnerte, bringen könnte; auch müßte das Ooplasma nicht an der Furchung teilnehmen. Man hätte sich wohl an die Spermatiden oder an Spermien von Zellenform zu wenden. Daß im Sinne VERWORN's eine Ephebogenesis möglich wäre, soll nicht bestritten sein. Ich füge noch hinzu, daß das Zerteilen des eingebrachten Spermienkopfes in immer kleinere Stücke, bis sie kaum mehr entdeckt werden konnten, wie dies RAWITZ beschreibt, nicht dem normalen Verhalten eines Furchungsprozesses entspricht, sondern eher einem Zerfalle gleicht. Wichtig ist an den Versuchen das auch von RAWITZ betonte Ergebnis, daß zu jeder Ooplasmamasse eine bestimmte Menge Kernsubstanz gehört, um sie zur Entwickelung zu bringen.

Auch bei Pflanzen (Fucaceen) ist es gelungen, eine merogonische Befruchtung und Entwickelung zu erzielen (WINKLER 726e). ROSTAFINSKY hat dies bereits 1877 gleichfalls bei Fucaceen gezeigt, war somit überhaupt der erste, welcher Teilbefruchtungen versucht und festgestellt hat. Vergl. GIARD (645a).

O. HERTWIG (661) hat mit dem Namen „Befruchtungsbedürftigkeit" eine weitere Eigentümlichkeit der Gameten (Geschlechtswesen und Geschlechtszellen) gekennzeichnet, die eine Disposition für den Befruchtungsakt bedeutet. Als technischen Ausdruck könnte man dafür das Wort „Chreozygie" [1]) verwenden. HERTWIG unterscheidet eine absolute und relative Befruchtungsbedürftigkeit. Absolut befruchtungsbedürftige Gameten, selbst Infusorien oder Schwärmsporen von Algen, gehen alsbald nach Eintritt dieses Zustandes zu Grunde, falls keine Befruchtung stattfindet,

1) Von ἡ χρεώ „Bedürfnis" und ζεύγνυμι „zusammenpaaren".

s. p. 398. Relative Chreozygie bedeutet, daß der Gamet nur vorübergehend oder fakultativ befruchtungsbedürftig ist, wie z. B. die Bieneneier.

Einen interessanten Fall von fakultativer Chreozgyie fand Berthold (Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phäosporen, Mitt. d. zool. Stat. Neapel, 1881, Bd. II.) bei der Algenform Ectocarpus; hier bleibt der weibliche Gamet nur wenige Minuten befruchtungsfähig, geht aber, wenn unbefruchtet geblieben, nicht zu Grunde, sondern entwickelt sich als Oospore weiter.

Der Vollständigkeit halber wollen wir nur kurz noch erklären, daß Zustände bei Pflanzen beobachtet werden, wo die betreffenden Arten ganz das Vermögen, was ihre Vorfahren besaßen und ihre Verwandten besitzen, Geschlechtszellen (Gameten) zu bilden, eingebüßt haben. Man bezeichnet dies Verhalten im allgemeinen als Apogamie, und insbesondere dann, wenn der Verlust beiderlei Geschlechtszellen betrifft; sonst wird noch eine Apandrie von einer Apogynie unterschieden. Findet (bei Pflanzen) auch keine Sporenbildung mehr statt, dann spricht man von Aposporie. (Vergl. über Apogamie unter anderen A. de Bary, Ueber apogame Farne und die Erscheinungen der Apogamie im allgemeinen, Botanische Zeitung, 36. Jahrgang).

Eine neuere geschichtliche Darstellung über Parthenogenesis gab Taschenberg, Historische Entwickelung der Lehre von der Parthenogenesis, Halle 1892. Weitere Arbeiten über die in diesem Abschnitte behandelten Dinge aus neuerer Zeit lieferten Barfurth (280b), Bataillon (615), Bonnet (618), Boveri (622e), Yves Delage (342a), Giard (381a u. 645), Grusdew (391), Henneguy (404), Janošik (433), Leuckart (669a), J. Loeb (463—463f), Nussbaum (683b), Wilson (726c), Winkler (726d, 726e) und Woltereck (609a).

ζ) Gametozygie.

P. 205 ff. ist mitgeteilt worden, auf welchen Wegen die Spermien zu den Eizellen gelangen; es erübrigt, was auf p. 207 in Aussicht gestellt wurde, anzugeben, wie sie in dieselben eindringen. Die Gesamtheit aller der hier in Betracht kommenden Vorgänge und Erscheinungen bezeichnen wir als Gametozygie.

In erster Linie ist an die früher erörterten mechanischen Einrichtungen und Vorgänge der Spermien, welche sie zum Eindringen in das Ei überhaupt befähigen, zu erinnern, an die Perforatorien (p. 105) und an das aktive Bewegungsvermögen der Spermien (p. 205 ff.); letzteres kommt, wie es insbesondere zuerst A. Schneider (705a) und M. Nussbaum (M. 1143), dann E. Van Beneden (616a, p. 138) gezeigt haben, auch den sonst meist unbeweglich gefundenen Kugelspermien zu, sobald sie in Berührung mit der Eizelle getreten sind.

In zweiter Linie muß derselben Verhältnisse bei der Eizelle, insbesondere der Mikropylenapparate (p. 293, 295, 299 u. 308) gedacht werden.

Zu bisher nicht Besprochenem übergehend, würde zunächst der Ort des Eindringens der Spermien in die Eizelle zu erörtern sein. Ist eine Mikropyle oder eine ähnliche Einrichtung, wie z. B. die Flocke des Petromyzonteneis, vorhanden, so ist der Ort genau bestimmt; es ist hierbei hervorzuheben, daß der Keim der Eizelle mit

dem Keimbläschen oder dem Eikern immer in der Nähe der Mikropyle gelegen ist.

Bei dieser Gelegenheit sei bemerkt, daß die Angaben E. VAN BENEDEN's (616a) über eine eigenartige mikropylenähnliche Einrichtung am Ei von Ascaris megalocephala sich nicht bestätigen lassen (BOVERI, O. ZACHARIAS).

Bei den Eiern von Anuren dringen die Spermien fast regelmäßig am dunklen (oberen) Eipole ein (NEWPORT, ROUX), bei den Urodelen wird wenigstens der obere Pol bevorzugt. Die Stellen, an denen Spermien eingetreten sind, lassen sich als hellere, leicht vertiefte Marken, Empfängnisflecke, erkennen (MICHAELIS 479a). Bei Amphioxus sieht man die Eintrittsstelle meist dem Eipole, an welchem sich die Richtungskörperchen bilden, gegenüber liegen. In anderen Fällen, z. B. beim Mäuseei (nach SOBOTTA) und bei Vesperugo noctula (nach VAN DER STRICHT 709a), kann von einem bestimmten Orte nicht die Rede sein, wenigstens ist nicht zu entdecken, ob da, wo das Spermium eintritt, irgend etwas besonderes den Eintritt Erleichterndes vorhanden war.

Weiterhin ist der Hilfsvorgänge zu gedenken, durch welche das Ei dem Spermium beim Eintritte entgegenkommt. Dahin gehören der cône d'attraction FOL's (Empfängnishügel). Man versteht darunter das Hervortreten eines kleinen kegelförmigen Stückes des Ooplasma an der Stelle, wo sich das erste befruchtungsreife Spermium dem Ei bis zu einem gewissen Grade nähert; in diesen Ooplasmahügel tritt das betreffende Spermium ein und wird mit ihm in das Ooplasma hineingezogen; dieser Vorgang ist bei Seesterneiern (Asterias glacialis) beobachtet worden. Vom cône d'attraction ist der cône d'exsudation (FOL) zu unterscheiden. Dieser tritt (bei Seeigeln) als kleine Erhebung nach Eintritt des Spermium an der Eintrittsstelle auf. Seine Bedeutung ist unbekannt. Beiderlei Coni scheinen nach den Beobachtungen von A. MÜLLER, CALBERLA, v. KUPFFER und BENECKE auch bei der Befruchtung von Petromyzon-Eiern vorzukommen. Näheres s. Kap. „Eireifung und Befruchtung".

Eine andere Frage der Gametozygie betrifft diejenigen Teile der Spermien, welche thatsächlich in die Eizellen eindringen. FOL u. a. haben für die Echinodermen-Eier angegeben, daß nur der Kopf und der Hals eindrängen, der Schwanz draußen bleibe und abgeworfen werde. SOBOTTA nimmt dasselbe für das Mäuseei an. Umgekehrt hat jüngst VAN DER STRICHT (l. c.) bei Vesperugo noctula den Eintritt des gesamten Spermium nachgewiesen. Ebenso REIN (M. 1276) für Kaninchen, R. FICK (363), als erster bei einem Wirbeltiere (für den Axolotl), und MICHAELIS (l. c.) für Triton, E. VAN BENEDEN für Ascaris megalocephala. Bemerkenswert ist die stärkere Färbbarkeit, welche den Angaben der Beobachter zufolge an den eingedrungenen und eindringenden Spermien sich herausstellt (E. VAN BENEDEN).

Endlich handelt es sich um die Kräfte, durch die das begünstigte Spermium, nachdem es infolge der förderlichen Bedingungen, welche ihm die Kopulation der Geschlechter und seine Zahlenverhältnisse (s. p. 157 u. 351) darboten, in die unmittelbare Nähe einer Eizelle gekommen ist, nun zur Gametozygie gebracht wird. Hier spielen chemotaktische und vielleicht auch thigmotaktische, cytotaktische

(sexuelle Cytotaxis) und rheotaktische Einwirkungen eine Rolle. Bei Pflanzenspermien (Farnen) wissen wir durch die mit Recht berühmt gewordenen Versuche von Pfeffer, daß geringe Mengen von Aepfelsäure die betreffenden Spermien anziehen, und daß in den Archegonien derselben Farne Aepfelsäure gebildet wird (687c). Für Thigmotaxis (bei anderen Spermien) sprechen Beobachtungen von Dewitz (M. 1239, 1240).

Lebende Spermien bewegen sich zu den Flächen des Objektglases oder Deckglases oder eines zwischenliegenden Gegenstandes hin und verlassen dieselben nicht mehr, wenn sie sie erreicht haben; sie sollen sich an solchen Gegenständen regelmäßig, und zwar umgekehrt wie der Zeiger einer Uhr, bewegen. — Massart (M. 1266 und 158b) sah, daß in Gallertschichten von verschiedener Dichtigkeit Froschspermien den dichteren Schichten zustrebten; nun sind aber die Gallerthüllen beim Froscheie desto dichter, je näher sie an der Dotterhaut liegen.

Verworn (714) weist auf die rheotaktischen Einflüsse hin, welche sich durch den Wimperstrom der Tubenflüssigkeit äußern können. Solche und andere bestimmende Einflüsse müssen notwendig bei Wasserbefruchtungen angenommen werden, wo Eier und Sperma verschiedener Arten leicht gemischt werden können und wo doch die zusammengehörigen sich finden.

In dieser Beziehung sind besonders interessant die Beobachtungen v. Dungern's (634a). Ihm zufolge produzieren gewisse Eier Giftstoffe für die Spermien anderer Tierarten, so Seesterneier für die Seeigelspermien, jedoch nicht umgekehrt. Andere Substanzen bringen die Spermien fremder Arten in den Gallerthüllen der Eier zur Agglutination, so daß ihre Bewegung gehemmt wird. Wieder andere in den Eiern erzeugte Stoffe, wirken auf die Artspermien hemmend und anziehend, so daß sie sich in die zum Eindringen günstige Radiärrichtung einstellen, für fremde Spermien wirken sie reizend, so daß die Bewegung nicht in der zur Einstellung nötigen Weise gehemmt wird. Zum Beweise mischte v. Dungern Gelatinelösung mit Eiextrakten und konnte feststellen, daß sich die zu den betreffenden Eiern gehörenden Spermien auch auf diese Gelatineschicht senkrecht stellten, während fremde abgelenkt wurden. — Sehr bemerkenswert ist die Angabe von Schaudinn (230b), daß bei den Sporozoen die von den Makrogameten ausgestoßenen Kernstückchen (s. p. 203/204) anlockend auf die spermienförmigen Mikrogameten wirken.

Es scheint übrigens, daß Samenfäden in alle möglichen Protoplasmastücke eindringen können, was ja auch nicht zu verwundern ist; ich erwähne: eigene und fremde Spermien in kernlose Eistücke und kernlose Eier, in reife und unreife Eier (Boveri), Rawitz (l. c.), in Richtungskörperchen (vergl. die Angaben Platner's Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII, p. 35 über Arion, und Francotte's, Bull. Acad. de Belgique, 1897, p. 278 über Prostheceraeus; ferner diskutieren die Möglichkeit einer Art Befruchtung der Richtungskörperchen Sobotta und v. Kostanecki — Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVII, p. 330 —), in Endothelzellen, s. Barjon und Cade, Cytologie des hydrocèles etc., (Bullet. de la Société des hôpitaux de Lyon, No 6, 1902) in Leukocyten, s. p. 157 u. a. In den letzten beiden Fällen kann es sich auch um einen Phagocytismus seitens der genannten Zellen handeln.

Den größten Phagocytismus sollen nach Iwanzoff (438) die unreifen Eier der Holothurien an ihren Artspermien üben. Gab er zu solchen unreifen Eiern Sperma, so drangen die Spermien scharenweise in die Eier eines gewissen Entwickelungsstadiums — weder ganz junge, noch reife eignen sich — ein, wobei ihnen das Ei durch Aussendung zahlreicher pseudopodienähnlicher Empfängnishügel nachhalf. Etwa nach 2 Stunden ist das Ei mit Spermien gesättigt und bildet nun keine Empfängnishügel mehr; es dringen dann auch keine weiteren Spermien mehr ein; am folgenden und übernächsten Tage konnte jedoch Iwanzoff die Spermienfütterung bei demselben Eie wiederholen. Die Spermienschwänze verschwinden alsbald im Ooplasma; die Köpfe quellen, jedoch ohne die charakteristische Strahlung, ein wenig auf und dringen in die Kerne der Eizellen ein, woselbst sie einem feinkörnigen Zerfalle unterliegen; die feinen Granula mengen sich, so scheint es, den Chromatingranulis des Kernes bei. Iwanzoff knüpft hieran die Folgerung, daß die Vorgänge der Eireifung das Ei unfähig machten, die eingedrungenen Spermien zu verdauen, die dann zu regelrechter Kopulation mit der Eizelle gelangen könnten.

Was die Zahl der in eine reife Eizelle normalerweise eindringenden Spermien anlangt, so ist bei den meisten normalen Eiern nur ein penetrierendes Spermium vorhanden, Monospermie. Wenn die Eier irgendwie geschwächt sind: durch längeres Warten auf die Befruchtung, ungünstige Medien, Zusatz abändernder Reagentien, Chloroformieren u. a. (O. und R. Hertwig), dann treten auch in monosperme Eier mehrere Spermien ein. Bleiben diese überbefruchteten Eier am Leben, so furchen sie sich in abnormer Weise — pathologische Polyspermie Rückert (534). Nun giebt es auch Eier, in welche mehrere Spermien eintreten können, die aber bis auf das mit dem Eikern kopulierende „Hauptspermium" im Ei schließlich phagocytisch verschwinden, ohne an demselben irgend einen irregulären Prozeß hervorzurufen, „Nebenspermien". Andere Eier wieder — und dahin wären nach Rückert die Selachiereier zu rechnen — haben eine regelmäßige Polyspermie. Aus den Köpfen der eingedrungenen Nebenspermien gehen in diesem Falle Kerne hervor, die sich teilen und, indem sie sich mit einem Teile des Protoplasmas der Eier umgeben, echte Zellenkerne werden können, sogenannte Merocyten und Merocytenkerne. Obwohl die Bedeutung dieses Vorganges noch nicht aufgehellt ist, hält Rückert ihn für einen zur normalen Entwickelung solcher Eier gehörenden physiologischen, physiologische Polyspermie. Wir haben es hier offenbar mit wichtigen Erscheinungen zu thun.

In allen Fällen von Polyspermie kopuliert stets nur ein Spermium, das Hauptspermium, mit dem Eikerne, die Gametozygie bleibt eine monospermische. Vergl. unter anderem Rein, l. c. Nur bei Rieseneiern, die wahrscheinlich aber aus zwei verschmolzen waren, beobachteten zur Strassen (568a) und Boveri (622a) eine disperme Befruchtung.

Schließlich wäre noch der besonderen Einrichtung an den bei verschiedenen ♀ Tieren (Urodelen, Evertebraten) vorkommenden Receptacula seminis zu erwähnen, daß diese Organe von den Muttertieren, z. B. der Bienenkönigin, willkürlich geöffnet und geschlossen werden können, so daß ein vorbeigleitendes Ei entweder befruchtet wird oder nicht.

Ich bemerke, daß sich bei E. Van Beneden (l. c.) eine sehr eingehende Besprechung der Vorgänge der Penetration des Spermium, insbesondere für Ascaris megalocephala findet, die in vielen Punkten ihren Wert behalten wird, wenn sich auch die vorhin berührten Angaben Van Beneden's über einen Mikropylenapparat beim Ascaris-Ei als hinfällig erweisen sollten. Ferner ist hervorzuheben, daß Rückert (534) noch weitere Erörterungen von größtem Interesse über die Annahme eines Abstoßungsvorganges zwischen den Nebenspermien giebt. Doch wir befinden uns hier auf der Grenze zwischen den Kapiteln „Geschlechtszellen" und „Eireifung und Befruchtung", welchem letzteren eine genauere Erörterung der hier nur kurz zu berührenden Vorgänge vorbehalten werden muß.

Außer der schon citierten Litteratur seien noch erwähnt: Van Bambeke (M. 1934), E. Van Beneden (M. 1223—1230), Blanchard (M. 1231), Böhm (M. 1232), Bonnet (296) — Spermien im Oolemma bei der Katze —, Braus 310 (Polyspermie bei Urodelen), Calberla (1238), Dahl (628b), Guignard (M. 1244), O. Hertwig (M. 1247—1253), Keber (M. 1250 u. 439), v. Kupffer (M. 1263), Mark (M. 1265), Nicolas (682a). Nighoff (M. 1270), Rusconi (M. 1280), Schenk (M. 1281), O. Schultze (M. 1287), Sobotta (Bericht über Reifung und Befruchtung des Wirbeltiereies in „Merkel-Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte", Bd. V, p. 507, Wiesbaden 1896), Tafani (M. 1289), Whitman (M. 1295), Waldeyer (M. 1290) — Referat.

η) Geschichtliche Bemerkungen zu Abschnitt III und IV.

Für die Entwickelung unserer Kenntnisse vom Ei und vom Verhältnis zwischen Samen und Ei verweise ich in erster Linie auf das erste von O. Hertwig bearbeitete Kapitel dieses Werkes, worin die bemerkenswerten Umgestaltungen und Fortschritte unserer Kenntnis dieser Dinge in ihren Hauptzügen dargestellt sind. Ferner ist, ebenso wie im Abschnitt II (Samen), eine Anzahl hierhergehöriger Daten, insbesondere auch die Erklärung der üblichen technischen Ausdrücke mit Angabe ihres Urhebers in den Abschnitten III und IV dem Texte einverleibt worden. Ich habe im folgenden nur noch einige Nachträge zu liefern:

Was für die Kenntnis des Anteils des männlichen Geschlechtes an den Entwickelungsvorgängen die Entdeckung der Spermien durch Ham und Leeuwenhoeck[1]) bedeutete (s. p. 215), das bedeutet für die des weiblichen Anteils die genau 150 Jahre später erfolgte Auffindung des unbefruchteten Säugetiereies innerhalb der Graaf'schen Bläschen des Ovarium (beim Hunde) durch K. E. von Baer, d. Z. Professor der Zoologie zu Königsberg i. Pr. Es sei gestattet auch hier den betreffenden Absatz der Originalmitteilung anzuführen.

Nachdem v. Baer geschildert hat, wie er in der Tube von Hündinnen die Eier als weißliche Pünktchen aufgefunden hatte, und zwar in viel jüngeren Stadien, als es vor ihm Regnerus de Graaf, Cruikshank und Prevost et Dumas gelungen war, fährt er fort, p. 12 § 3 (Ovula in ovario canino):

1) Der Name wird bald „Leeuwenhoeck", bald „Leeuwenhoek" geschrieben. Ich habe mich an diejenige Schreibweise gehalten, welche sich in dem p. 215 citierten Bande der Londoner Philos. Transactions findet. Sie ist auch in das von August Hirsch herausgegebene „Bibliographische Lexikon", Bd. III, p. 651 übernommen worden.

„Restabat ut de ovorum conditione in ovario certiorem me facerem; nam ova tam parva (bezieht sich auf die kleinen, eben erwähnten punktförmigen Tubeneier) vesiculas Graafianas ipsas ex ovario expulsas non sistere luce clarius visum est, nec verisimile habui tam solida corpuscula in tubis ex vesicularum fluiditate modo coagulata esse. Ovaria contemplans jam ante omnem incisionem in quacumque fere vesicula punctum luteoalbum clare distinxi, quod velamentis vesiculae nullo modo affixum libere liquore innatare pressio, specillo in vesiculam facta, manifeste docuit. Curiositate quadam potius seductus, quam spe motus me nudis oculis per omnes vesicularum Graafianarum tunicas ovula in ovariis vidisse, vesiculam aperui, de quo dixi punctum cultelli lamina (tam distincte illud vidi et a muco circumdante discrevi) arripui et microscopio subjeci. Obstupui profecto, cum ovulum ex tubis jam cognitum tam clare viderem, ut coecus vix negaret. Mirum sane est et inexspectatum, rem tam pertinaciter quaesitam, ad nauseam usque in quocunque compendio physiologico uti inextricabilem tractatam, tam facillimo negotio ante oculos poni posse."

War die Entdeckung der Spermien zum guten Teile ein Werk des Zufalls, wobei es allerdings von nicht zu unterschätzender Bedeutung blieb, daß dieser Zufall die Angelegenheit alsbald unter die Augen eines LEEUWENHOECK gelangen ließ, so ist auf der anderen Seite selten die Entdeckung eines wichtigen naturwissenschaftlichen Objektes auf so vorbedachte und methodische Weise zu Wege gekommen, wie die des Ovulum mammalium. v. BAER wandte sich, wie seine genannten drei berühmten Vorgänger, zuerst an den Uterus und die Tube, und es gelang seinem überlegten Vorgehen und seinem scharfen Auge die Eier in der Tube aufzufinden, so wie sie die Ovarien eben verlassen hatten. Damit war für einen geübten Untersucher die Entdeckung der Ovarialeier gegeben, wie v. BAER das selbst so klar und packend beschreibt. Das, was die Auffindung erst so spät hatte gelingen lassen, ist offenbar die enorme Größendifferenz zwischen den seit langem bekannten Eiern der übrigen Tiere und dem Säugetierei gewesen, verbunden mit dem Einschlusse in einen Follikel, der selbst einem Ei so ähnlich sah.

Seltsam, daß ein so scharfer Beobachter und Denker wie v. BAER in der Deutung seines Fundes wieder in den schweren Irrtum verfiel, das von ihm gefundene Ovulum als das Homologon des kurz vorher von PURKYNĚ beim Hühnerei entdeckten Keimbläschens (522) anzusprechen, und dann gezwungenermaßen den GRAAF'schen Follikel doch als das Homologon des Vogelgelbeies anzusehen, eine Verwechslung, welche alsbald von PURKYNĚ richtiggestellt wurde. Merkwürdig ist aber wiederum, ich möchte sagen, die Divinationsgabe mit der v. BAER um 50 Jahre seiner Zeit vorausschaut, wenn er, p. 29 seiner Abhandlung, schreibt: „Vesiculam Purkinjii partem ovi efficacem esse credo, qua facultas feminina vim exerceat, ut facultas masculina semini inest virili" (!).

Das Keimbläschen der Säugetiereier wurde 10 Jahre später gleichzeitig durch COSTE (628) und WHARTON JONES (435a) nachgewiesen; bezüglich der Entdeckung des Keimfleckes siehe das p. 268 Gesagte. TH. SCHWANN gab in seinem klassischen Werke „Mikroskopische Untersuchungen u. s. f." die richtige Deutung aller dieser Teile nach Maßgabe der Zellenlehre.

Es sei bezüglich der Namengebung hierzu noch angemerkt, daß v. Baer die Bezeichnung „Zona pellucida“, C. Krause die Termini „Oolemma“ und „Discus oophorus“ (statt Discus proligerus v. Baer) gab. Siehe auch p. 358.

Mit dem Jahre 1839, in welchem die Teile des Eies richtig gedeutet waren, schließt die erste Epoche der hier zu betrachtenden geschichtlichen Entwickelung ab. Nicht ganz 25 Jahre später, mit dem Erscheinen der Pflüger'schen Monographie (517), an welche sich die Arbeiten von Bornhaupt, Waldeyer, v. Mihalkovics und Janošik anschlossen, beginnt die Erkenntnis der Oogenese, nachdem Valentin (Müller's Archiv, 1838, p. 526) und Th. Billroth (ebendaselbst, p. 144) die ersten Spuren der Follikelbildung bei Säugetieren richtig erkannt hatten. Weitere 10 Jahre darauf wird mit den Untersuchungen von Bütschli, von O. Hertwig, E. Van Beneden, Fol und Boveri unsere Kenntnis von den unmittelbaren Beziehungen zwischen Samen und Ei eröffnet, mit welchen die Studien über die feineren Vorgänge bei der Eireifung und Spermienreifung von Balbiani, Van Bambeke, Van Beneden, Benda, Carnoy et Lebrun, Coert, v. Ebner, Flemming, Haecker, Henneguy, F. Hermann, O. Hertwig, Meves, Rückert, Strasburger, Van der Stricht, v. Winiwarter Hand in Hand laufen.

Diese Vorgänge stehen gegenwärtig noch im Vordergrunde der Forschung. Als jüngstes Forschungsobjekt ist, seit M. Nussbaum's Weismann's, Haecker's und Boveri's Untersuchungen die Frage nach der Entstehung der Gameten durch die Lehre von besonderen, eine Keimbahn herstellenden Geschlechtszellen vertieft worden.

An diese Erweiterung unseres Gesichtskreises schließen sich die Untersuchungen über aspermische Befruchtung an, deren Tragweite noch nicht abzusehen ist.

Die näheren Daten über diese seit 1839 erfolgten Fortschritte sind teils im Texte dieses Kapitels angegeben, teils fallen sie in das folgende (Eireifung und Befruchtung).

Einzelnes anlangend, so sei noch Nachstehendes angemerkt:

E. Van Beneden nimmt (wie seiner Zeit schon C. Krause) bei Kanincheneiern noch eine feine Dotterhaut unmitttelbar am Ooplasma an (288). Ebendaselbst (p. 522) gebraucht er den Namen „Pseudonucleoli“ für das, was Flemming als Netzknoten bezeichnete.

Die Mikropyle beschrieben zuerst bei Fischeiern (Syngnathus) und bei Loligo Doyère (L'Institut, 18. Jahrgang, I. Sect., Sciences mathém., physiq. et naturelles, 1850, p. 12, Séance 15 décembre 1849) und Bruch (Zeitschrift für wissensch. Zool., Bd. VII, 1856, p. 172).

Die Bedeutung der Eier sämtlicher Tiere als Zellen wurde vornehmlich von Gegenbaur, Müller's Arch., 1861 erwiesen und darf jetzt als allgemein angenommen betrachtet werden. Vergl. dazu das auf p. 353 Gesagte. An dieser Stelle ist auch v. la Valette St. George's die Deutung der Eiteile abschließender Arbeit (584) zu gedenken.

Die Namen „holoblastische“ und „meroblastische“ Eier sind schon von Remak gebraucht worden. Den neuerdings mehrfach verwendeten Ausdruck „Geschlechtskerne“ führte M. Nussbaum (M. 3252, p. 132) zuerst ein.

Daß die Spermien zur Befruchtung in die Eier eindringen, ist, irre ich nicht, zuerst von BONNET („Contemplations de la Nature" und „Oeuvres d'Hist. naturelle, T. III, p. 454, 1779) angenommen worden; wenige Jahre später sprach sich v. GLEICHEN-RUSSWORM in demselben Sinne aus: „Abhandlungen über Samen und Infusionstierchen", Nürnberg 1788. Die oft citierten Arbeiten von BARRY (Proceedings Royal Soc., Vol. IV, p. 432, Phil. Transact. London, 1843, p. 33) G. NEWPORT, On the Impregnation of the Ovum in the Amphibia, Phil. Transact. II. Ser. 1853, Part. II) und H. NELSON, (681b), sowie auch von BISCHOFF und KEBER (439) und alle späteren bis auf O. HERTWIG (416a) und FOL (M. 1242 u. 1243) haben nur die Anwesenheit von Spermien in den Eiern, und das auch nicht immer einwandsfrei, dargethan, nicht aber ihren zur Befruchtung notwendigen Eintritt erwiesen oder thatsächlich festgestellt. Erst O. HERTWIG's Arbeiten (416a) brechen hier Bahn, und FOL (M. 1242, u. 1243) konnte die erste Beschreibung vom Akte des Eindringens (bei Wirbellosen — Echinodermen) geben; TAFANI (M. 1289) und SOBOTTA (556) lieferten sie für ein Säugetier — Mus musculus.

Ueber die Bildung der Geschlechtszellen bei Bastardtieren, sowie über die allgemeinen Verhältnisse der letzteren giebt eine eingehende Zusammenstellung K. ACKERMANN: Tierbastarde, Kassel 1898. (Selbstverlag des Verfassers).

Die jüngsten menschlichen Eier in den Tuben sah wohl LETHEBY, Philos. Transact. Royal Soc. London, 1852, Vol. 57, P. I; ihre Untersuchung hat jedoch keine besonders bemerkenswerten Ergebnisse geliefert.

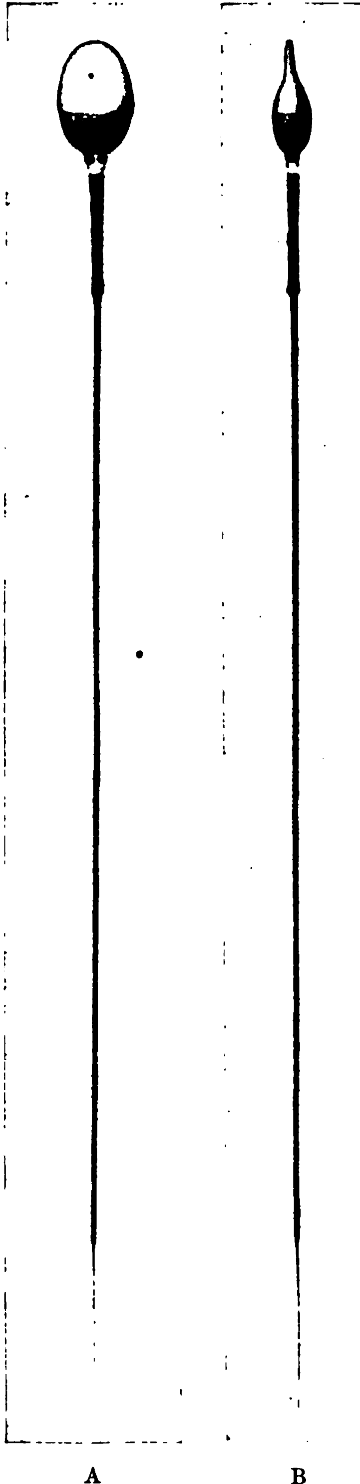
G. PLATNER (M. 2004) war der erste, welcher feststellte, dass die beiden letzten Reifetheilungen bei der Spermiogenese und Oogenese einander entsprechen, daß also Oiden und Spermatiden homologe Bildungen sind.

Anhang zum Abschnitt Sperma.

Seit der Bearbeitung des Abschnittes „Ei" sind noch eine Reihe wichtiger Arbeiten über Sperma erschienen, welche einen kurzen Nachtrag erwünscht machen. In erster Linie sind die Abhandlungen von G. RETZIUS (1. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Spermien des Menschen und einiger Säugetiere, Biolog. Untersuchungen, Neue Folge, Bd. X, 1902, p. 45, und 2. Ueber einen Spiralfaserapparat am Kopfe der Spermien der Selachier, ebend. p. 61) anzuführen, in welchen wichtige Beobachtungen über normale und abweichende Formen von menschlichen Spermien, sowie die besten Abbildungen normaler menschlicher Spermien gegeben werden. RETZIUS war so freundlich, mir die Clichés zur Verfügung zu stellen, so daß ich hier noch einige Figuren normaler menschlicher Spermien zur Ansicht bringen kann.

Ferner entdeckte RETZIUS eigentümliche, bis jetzt noch nicht beschriebene Spiralfäden am Kopfe der Selachierspermien. RETZIUS ist auch als der Entdecker der doppelschwänzigen Spermien beim Menschen anzusehen, s. dessen Mitteilung vom Jahre 1881 (224). Ueber die atypischen Formen der Spermien sind inzwischen auch ausführliche Mitteilungen von J. BROMAN erschienen (61c, d, f), auf welche gleichfalls noch ausdrücklich verwiesen werden soll. Nach den neueren Erfahrungen muß es zweifelhaft erscheinen, ob diese Formen schlechtweg als „pathologische" zu bezeichnen sind.

Weiterhin gedenke ich der ausführlichen Arbeit von MEVES (172c) über die doppelförmigen Spermien von Paludina und Pygaera und



führe daraus an, daß Meves Reduktionsteilungen im Sinne Weismann's abweist, den Ausdruck Centrosphären, welchen Strasburger einführte, für die Hüllen um die Centriolen gewöhnlicher Zellen annimmt und den wiederholt mißverständlich gebrauchten Ausdruck „Idiozom" für die „Centrosphären" ruhender Samenzellen, welche Sphären Besonderheiten zeigen (p. 177), durch die Bezeichnung „Centrothecae" ersetzt. Bezüglich des sachlichen Inhaltes kann auf p. 199 verwiesen werden. Nur das wäre hinzuzufügen, daß, wie die Entwickelung der ungewöhnlichen (oligopyrenen und apyrenen) Form dieser Spermien es klar darthut, bei dieser Form das Kernchromatin ganz oder fast ganz fehlt. Nimmt man die Chromosomen für die Vererbungsträger, so würde also durch solche Spermien keine oder nur eine unbedeutende väterliche Erbmasse übertragen werden können. S. a. A. Schneider (705b).

Die Rückbildung nicht entleerter Spermien wird eingehend von Barfurth besprochen (Biologische Untersuchungen über die Bachforelle, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII, p. 160, 1886).

Endlich sei noch auf den in praktischer Beziehung wichtigen differentiellen Nachweis von Sperma durch das Präcipitinverfahren verwiesen, welches in neuester Zeit von Uhlenhuth und A. Schütze zu unserer Kenntnis gebracht worden ist. S. A. Schütze, Ueber weitere Anwendung der Präcipitine, Deutsche mediz. Wochenschr., No. 45, S. 804, 1902.

Fig. 155. Zwei Spermien vom Menschen. A von der Kopffläche, B von der Kopfkante gesehen. Man erkennt das Vorderstück und das Hinterstück des Kopfes, die Zuschärfung des ersteren zum Perforatorium, den Hals mit den zwei Halsknötchen (in Fig. A) und den Centrosomfäden, das Verbindungsstück, den Hauptteil und den Endteil des Schwanzes. Nach G. Retzius (l. c.). Gezeich. bei Zeiss, Apochrom. 2 mm. Ap. 1,30, Tub. 160. Ocul. 12, die Zeichnung dann 3× vergr.

A B

Litteraturverzeichnis.

Die nachstehend aufgeführten Schriften umfassen mit der für mich zur Zeit erreichbaren Vollständigkeit die (Vertebraten-)Litteratur vom Jahre 1893 bis Dezember 1902 einschließlich. Von älteren Werken sind diejenigen aufgenommen worden, welche eine geschichtliche Bedeutung erlangt haben und größere zusammenfassende Darstellungen bieten. Ferner führe ich solche an, welche in MINOT's Bibliography of Vertebrate Embryology (675) aus den letzten Jahren fehlen — alle Jahrgänge, die in der „Bibliography" vertreten sind, habe ich nicht ergänzen können. Endlich wurden auch einzelne Schriften geringeren Umfanges und älteren Datums citiert, welche im Text gerade besonders berücksichtigt worden sind. Das Verzeichnis ist in drei Abschnitte nach den 3 Kapiteln, in welchen die Lehre von den Befruchtungskörpern hier abgehandelt ist, eingeteilt worden, jedoch läuft die Numerierung fort. Die Litteratur des dritten Kapitels ist nicht vollständig gegeben worden, namentlich nicht in den Werken, welche die hier nur in Kürze besprochenen Gegenstände: Hermaphroditismus, Ovulation, Menstruation und Parthenogenesis betreffen. Doch sind die neueren Veröffentlichungen angeführt worden, sowie solche, aus denen die fehlende Litteratur geschöpft werden kann. Bei den im Text gegebenen Citaten aus MINOT's Bibliography ist ein M. der Nummer beigefügt worden.

A. Sperma.

1. **Aigner, A.** *Ueber das Epithel im Nebenhoden einiger Säugetiere und seine sekretorische Thätigkeit. Sitzb. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. CIX. Abt. III. Okt.* **1900.**

1[1]. **Andrain, J.** *Note sur le groupement des spermatozoides dans les tubes séminifères sur les cellules de Sertoli. C. R. Soc. de Biologie. T. LIII.* **1901.**

1a. **D'Anna, E.** *Sulla spermatolisi nei Vertebrati. Ricerche Labor. Anat. di Roma. Vol. III. p. 127.* **1893.**

1b. **Arthaud, G.** *Étude sur le testicule sénile. Thèse de Paris.* **1885.**

2. **Auerbach, L.** *Ueber merkwürdige Vorgänge am Sperma von Dytiscus marginalis. Sitzungsb. d. K. Preuß. Akad. d. Wiss. p. 185.* **1893.**

3. — *Zu den Bemerkungen des Herrn Ballowitz, betreffend das Sperma von Dytiscus marginalis. Anat. Anz. 8. Jahrg. p. 627.* **1893.** *(Auch über Doppelspermien von Didelphys.)*

3a. — *Spermatologische Mitteilungen. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländ. Kultur. Zool.-bot. Sektion. Sitzung vom 1. März* **1894.**

3b. — *Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. Bd. XXX. p. 405.* **1896.**

4. **Balke, P.** *Zur Kenntnis der Xanthinkörper. Journ. f. prakt. Chemie. N. F. Bd. XLVII. p. 559.* **1893.** *(Biuretreaktion des Protamins.)*

4a. **Ballowitz, E.** *Die innere Zusammensetzung des Spermatozoenkopfes der Säugetiere. Centralbl. für Physiologie. Hft. 3.* **1891.**

4b. — *Zur Lehre von der Struktur der Spermatozoen. Anat. Anzeiger. Bd. I. p. 363.* **1886.**

4c. — *Zu der Mitteilung des Herrn Professor L. Auerbach in Breslau über „Merkwürdige Vorgänge am Sperma von Dytiscus marginalis". Anat. Anz. Bd. VIII. p. 505.* **1893.**

4d. — *Zur Kenntnis der Samenkörper der Arthropoden. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiol. Bd. XI.* **1894.**

5. — *Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen etc. I. Die Spermatozoen der Vögel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. p. 402.* **1888.** *(II. behandelt die Spermatozoen von Insekten [Coleopteren]. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. L. p. 317.) III. Fische, Amphibien und Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI. p. 225.* **1890.**

6. — *Das Retzius'sche Endstück der Säugetier-Spermatozoen. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. VII. p. 211.* **1890.**

7. — *Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugetier-Spermatozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII. p. 217.* **1891.**

8. — *Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. Pflüger's Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. XLVI.* **1890.**

9a. — *Ueber das Vorkommen des Miniopterus Schreibersii Natterer in Deutschland nebst einigen Bemerkungen über die Fortpflanzung deutscher Chiropteren. Zool. Anz. Bd. XIII. p. 345. Jahrg.* **1890.**

9. — *Die Bedeutung der Valentin'schen Querbänder am Spermatozoenkopfe der Säugetiere. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. p. 193.* **1891.**

10. **Ballowitz, E.** *Die Doppelspermatozoen der Dyticiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX. p. 458.* **1895.**
11. — *Bemerkungen zu der Arbeit von Karl Niessing über: Die „Beteiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren". Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLVIII. p. 686.* **1897.**
11a. — *Ueber das regelmäfsige Vorkommen zweischwänziger Spermien im normalen Sperma der Säugetiere. Anatom. Anzeiger. Bd. XX. p. 561.* **1902.**
12. **Bardeleben, K. v.** *Ueber den feineren Bau der menschlichen Spermatozoen. Verhdl. d. Anat. Ges. (5. Vers.) in München 1891. p. 157. Jena, Fischer,* **1891.**
13. — *Ueber Spermatogenese bei Säugetieren, besonders beim Menschen. Verhandlungen der Anat. Ges. 6. Versamml. in Wien 1892. p. 202. Jena, Fischer,* **1892.**
14. — *Präparate von Spermatogenese. Anat. Anz. Jahrg. 8. Ergänzungsheft. p. 206.* **1893.**
15. — *Die Spermatogenese bei Monotremen und Beuteltieren. Verhdl. der Anatom. Gesellsch. 10. Vers. zu Berlin. p. 38. Jena, Fischer.* **1896.** — *S. a. Verhdl. der Gesellsch. deutscher Naturf. u. Aerzte in Frankfurt a. M. Abt. f. Anatomie. p. 489.* **1896.**
16. — *Die Entstehung der Samenkörper. Anatom. Anz. Bd. XI. p. 697.* **1896.**
17. — *Dimorphismus der männlichen Geschlechtszellen bei Säugetieren. Anat. Anz. Bd. XIII. p. 564.* **1897.**
18. — *Die Zwischenzellen des Säugetierhodens. (5. Beitrag zur Spermatologie.) Anat. Anz. Bd. XIII. p. 529.* **1897.**
19. — *Ueber die Entstehung der Achsenfäden im menschlichen und Säugetierspermatozoon. Anat. Anz. Bd. XIV. p. 145.* **1898.**
20. — *Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menschen. (7. Beitrag zur Spermatologie.) Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. Supplementband. p. 193.* **1897.**
21. — *Eine neue Theorie der Spermatogenese. Verhdl. d. deutschen Naturf. u. Aerzte. 68. Vers. Frankfurt a. M. Teil II. 2. Hälfte. p. 489.* **1897.**
22. — *Weitere Beiträge zur Spermatogenese beim Menschen. (8. Beitrag zur Spermatologie.) Jenaische Ztschr. f. Naturw. Bd. XXXI.* **1898.**
22I. **Battelli.** *Propriétés rhéotactiques des spermatozoides. Arch. des Sc. pures et natur. Genève. No. 12. p. 650.* **1901.**
22a. **Bedriaga, J. v.** *Ueber die Begattung bei einigen geschwänzten Amphibien. Zool. Anz. Bd. V, XIV u. XVI.* **1882. 1891** *und* **1893.**
23. **Beissner, H.** *Die Zwischensubstanz des Hodens und ihre Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. LI. p. 794.* **1898.**
24. **Belajeff, Wl.** *Ueber Bau und Entwickelung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora. Bd. LXXIX. p. 1. Ergänzungsband zu Jahrg.* **1894.**
25. — *Ueber den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern. (Vorl. Mitt.) Ber. d. Deutschen botan. Gesellschaft. Bd. XV.* **1897.**
26. — *Ueber die Aehnlichkeiten einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Tieren und Pflanzen. (Vorl. Mitt.) Ber. der Deutschen botan. Gesellsch. Bd. XV.* **1897.** *S. a. Compt. rend. de la Soc. des Naturalistes de St. Pétersbourg. Vol. XXVII. p. 16.* **1896.**
27. — *Ueber die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. Ber. der Deutschen botan. Gesellsch. Bd. XV.* **1897.**
28. — *Ueber die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. Berichte der Deutschen botan. Gesellschaft. 16. Jahrg. Bd. XVI. p. 140.* **1898.**
28I. — *Ueber die Centrosome in den spermatogenen Zellen. Ber. der Deutschen bot. Ges. Bd. XVII. p. 199.* **1899.**
28a. **Benda, C.** *Ueber die Spermatogenese der Säugetiere und „Weitere Mitteilungen über die Spermatogenese der Säugetiere" und „Ueber Spermatogenese bei Vögeln, Reptilien und Amphibien". Verhdl. der Physiolog. Gesellsch. Berlin. III. IV. VII. VIII. XVII. XVIII. — Arch. f. Anat. u. Physiologie. Phys. Abt.* **1885** *u.* **1886.**
28b. — *Ueber die Spermatogenese der Säugetiere und des Menschen. Berliner klin. Wochenschrift. No. 36.* **1886.**
28c. — *Zur Spermatogenese und Hodenstruktur der Wirbeltiere. Anatom. Anzeiger. 2. Jahrg. p. 368.* **1887.**
29. — *Untersuchungen über den Bau des funktionierenden Samenkanälchens einiger Säugetiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbeltierklasse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. p. 49.* **1887.**
29a. — *Entwickelung des Säugetierhodens. Verhandl. der 3. Versammlung der Anat. Gesellsch. zu Berlin 1889. p. 125. Jena* **1889.**
29b. — *Die neuesten Publikationen auf dem Gebiete der Samenlehre. Kritische Studie.*

Internationales Centralblatt f. Physiol. u. Pathologie der Harn- u. Sexualorgane. **1889.**

30. **Benda, C.** *Neue Mitteilungen über die Entwickelung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen. (Histiogenese der Spermatozoen.) Verhandl. d. Physiol. Gesellschaft zu Berlin 1891/92. 18. Dezember 1891. S. Arch. f. Anatomie u. Physiol. Physiolog. Abt. p. 549.* **1891.**

31. — *Ueber die Histiogenese des Sauropsidenspermatozoons. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 6. Vers. in Wien 1892. p. 195. Jena, Fischer,* **1892.**

32. — *Zellstrukturen und Zellteilungen des Salamanderhodens. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 7. Vers. in Göttingen. p. 161.* **1893.**

33. — *Eine Mitteilung zur Samenbildung. Internat. Centralbl. f. Physiol. u. Pathol. der Harn- und Sexualorgane. Bd. IV. p. 23.* **1893.**

34. — *Anatomie des Geschlechtsapparates. In: Klinisches Handbuch der Harn- und Sexualorgane von W. Zülzer. Abt. 1. p. 58. Leipzig. F. C. W. Vogel,* **1894.**

35. — *Ueber die Entstehung der Spiralfaser des Verbindungsstückes der Säugetierspermien. Verhdl. der Anat. Gesellsch. Kieler Vers. p. 264.* **1898.**

36. — *Neuere Mitteilungen über die Histiogenese der Säugetierspermatozoen. Verhdl. d. Physiol. Gesellsch. in Berlin. 1896/97. Arch. f. Anat. u. Phys. Physiol. Abt. p. 406.* **1897.**

37. — *Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten. I. Ueber die vegetativen Geschlechtszellen. II. Die Histiogenese der Spermien. Arch. f. Anat. u. Phys. Physiol. Abt. p. 385 u. 393.* **1898.** *(Verhdl. der Physiol. Gesellsch. in Berlin 1897/98.)*

38. — *Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verhdl. d. Physiol. Gesellsch. in Berlin 1898/99. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt.* **1899.**

39. — *und* **Perutz, F.** *Ueber ein noch nicht beachtetes Strukturverhältnis des menschlichen Hodens. Verhdl. der Phys. Gesellsch. in Berlin 1898/99. Arch. f. Anat. und Phys. Physiol. Abt.* **1899.**

39a. — *Ueber neue Darstellungsmethoden der Centralkörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörper der Cilien mit Centralkörperchen. Verhdl. der Phys. Gesellsch. zu Berlin 1900–1901. Arch. f. Anat. und Phys. Physiol. Abt.* **1900.**

39aa. **Bertacchini, P.** *Sopra alcuni spermatozoi umani monstruosi. Rassegna di Scienze mediche. Anno 5. Modena* **1890.**

40. — *La spermatogénèse chez la Rana temporaria. Arch. ital. de Biol. T. XVII. p. 166.* **1892.**

41. — *Ricerche biologiche sulla spermatogenesi nel gruppo degli Anfibi anuri. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XIII. Hft. 12.* **1896.**

42. — *Istogenesi dei nemaspermi di Triton cristatus. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XV Hft. 5. p. 161 u. Hft. 6. p. 178.* **1898.**

43. — *Intorno all' istogenesi dei nemaspermi di Triton cristatus. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVII. p. 408.* **1900.**

43a. **Bethe, E.** *De spermatozois observationes nonnullae novae. Dissert. inaug. Berolini.* **MDCCCLI.** *8°.*

43b. **Biondi, D.** *Sullo sviluppo degli spermatozoi. Archivio per le Scienze med. Vol. X. p. 155.* **1886.**

44. **Bloch, J.** *Ueber die Entwickelung der Samenkörper der Menschen und Tiere. Diss. inaug. Prag* **1874** *(fehlt bei Minot).*

45. **Blumberg, A.** *Ueber die Entwickelung der Samenkörper des Menschen und der Tiere. Dissert. inaug. Königsberg i. Pr.* **1873** *(fehlt bei Minot).* [1])

47. **Böhm, A. A.** *Ueber Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. p. 613.* **1888.**

47a. **Böhm, A., und Davidoff, M. v.** *Lehrbuch der Histologie des Menschen. Wiesbaden* **1895.** *3. Aufl.* **1903.**

47aa. **Bolles Lee, A.** *Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fusceau caryocynétique. La Cellule. T. XX. p. 181.* **1902.** *(Konnte im Text nicht mehr berücksichtigt werden.)*

47b. **Böttcher, A.** *Farblose Krystalle eines eiweißartigen Körpers aus dem menschlichen Sperma dargestellt. Virchow's Arch. f. pathol. Anat. Bd. XXXII. p. 525.* **1865.**

48. **Bouin, P.** *De quelques phénomènes de dégénérescence cellulaire dans le testicule jeune des mammifères. Bibliographie anatom. Année 3. p. 176.* **1895.**

49. — *A propos de quelques phénomènes de dégénérescence dans les cellules en activité karyokinétique du testicule jeune des mammifères. Bibliographie anatomique. Année 4. p. 90.* **1896.**

1) No. 46 fällt aus.

50. **Bouin, P.** *Études sur l'évolution normale et l'involution du tube séminifère. Arch. d'Anatomie microsc. T. I. p. 225 et p. 265. Paris.* ***1897.***
51. — *Involution expérimentale du tube séminifère des mammifères. Bibliogr. anatomique (Nancy). T. V. p. 134.* ***1897.***
52. — *Mitoses et amitoses de nature dégénérative dans le testicule jeune et dans le testicule en voie d'atrophie expérimentale. Bibliogr. anat. (Nancy). T. V. p. 216.* ***1897.***
53. — *Phénomènes cytologiques anormaux dans l'histogénèse et l'atrophie expérimentale du tube séminifère. Thèse de Nancy. 165 pp. 3 Pl.* ***1897.*** *V. a.: Archives d'Anatomie microscopique. T. I. 1897.*
54. — *A propos du noyau de la cellule de Sertoli. Phénomènes de division amitosique par clivage et nucléodiérèse dans certaines conditions pathologiques. Bibliogr. anatomique. T. VII. p. 242.* ***1899.***
55. — *et* **Garnier, Ch.** *Altérations du tube séminifère au cours de l'alcoolisme expérimental chez le rat blanc. Compt. rend. Soc. de Biol. Paris. T. LII. p. 23.* ***1900.***
55I. — *Sur le fuseau, le résidu fusorial et le corpuscule intermédiaire dans les cellules séminales de Lithobius forficatus. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes. III. Session. Lyon 1901. Bibliographie anatomique. Supplément.* ***1901.***
55II. — *et* **M.** *Sur le développement précoce de filaments axiles dans les spermatocytes de premier ordre chez Lithobius forficatus L. Bibliographie anat. T. IX. p. 161.* ***1901.***
55III. — *Mitoses spermatogénétiques chez Lithobius forficatus L., étude sur les variations du processus mitosique. Compt. rend. 13. Congrès internat. de Méd. Paris. Sect. Histol. et Embryol. p. 46.* ***1900.***
55IV. — *et* **M.** *Réduction chromatique chez les Myriapodes. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes. IV. Session (Montpellier 1902). Nancy* ***1902.***
55a. **Brandes, G.** *Die Begattung der Hirudineen. Abhandl. der Naturforschenden Gesellsch. zu Halle a. S. Bd. XXII.* ***1901.***
55b. — *Zur Begattung der Dekapoden. Biolog. Centralbl. Bd. XVII.* ***1897.***
55c. — *Die Spermatozoen der Dekapoden. Sitzungsber. d. Preufs. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Bd. XVI.* ***1897.***
56. — *Die Einheitlichkeit im Bau der tierischen Spermatozoen. Verhdl. d. Deutschen zool. Gesellsch. p. 148.* ***1897.***
57. — *I. Der Dimorphismus der Spermien. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. LXXI.* ***1898.***
— *II. Zum Bau der Spermien. Verhdl. d. Deutschen zool. Gesellsch. p. 183.* ***1898.***
57a. **Brauer, A.** *Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLII.* ***1893.***
58. **Brazzola, F.** *Ricerche sull' istologia norm. e patol. del testicolo. Bologna, Gamberini e Parmeggiani,* ***1891.*** *8.*
58a. **Brissaud.** *Étude sur la spermatogénèse chez le lapin. Arch. de Physiol. T. VII.* ***1880*** *(fehlt bei Minot).*
59. **Broman, I.** *Ueber Bau und Entwickelung der Spermien von Bombinator igneus. Anat. Anz. Bd. XVII. p. 129.* ***1900.***
60. — *Ueber Riesenspermatiden bei Bombinator igneus. Anat. Anz. Bd. XVII. p. 20.* ***1900.***
61. — *Ueber die Histogenese der Riesenspermien bei Bombinator igneus. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. in Pavia (14. Vers.). p. 157.* ***1900.***
61a. — *Ueber gesetzmäfsige Bewegungs- und Wachstumserscheinungen (Taxis- und Tropismenformen) der Spermatiden, ihrer Centralkörper, Idiozomen und Kerne. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIX. p. 106.* ***1901.***
61b. — *Om de Sertoliska cellernas betydelse. Lunds Läkaresällskaps Förhandlingar. 5. März* ***1901.***
61c. — *Om fysiologiskt förekommande atypiska Spermatozoer, deras upkomst och möjliga betydelse. Lunds Läkaresällskaps Förhandlingar. Jan.* ***1901.***
61d. — *Ueber Bau und Entwickelung von physiologisch vorkommenden atypischen Spermien. Anatomische Hefte. Herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. 1. Abt. Heft 60 (Bd. XVIII. Heft 3). p. 509.* ***1902.***
61e. — *Notiz über das „Halsstück" der Spermien von Pelobates fuscus nebst kritischen Bemerkungen über die Nomenklatur der Spermienschwanzfäden. Anat. Anzeiger, Bd. XX. p. 305.* ***1901.***
61f. — *Ueber atypische Spermien, speziell beim Menschen, und ihre mögliche Bedeutung. Anatom. Anzeiger.* ***1902.***
62. — *Bidrag till Kännedomen om Batrachie-Spermiernas Byggnad. Lund* ***1900.*** *8.*
62a. **Brown, H. H.** *On the Spermatogenesis in the Rat. Quarterly Journ. of Microsc. Science. N. Ser. Vol. XXV.* ***1885*** *(fehlt bei Minot).*

62b. **Brumpt, E.** *De l'accouplement chez les Hirudinées. Bull. Soc. zool. de France. T. XXIV.* ***1899.***
62c. — *Reproduction des Hirudinées. Mém. Soc. zool. de France. T. XIII. Lille* ***1900.***
62d. — *De la fécondation par voie hypodermique chez les Hirudinées. C. R. Soc. Biol. de Paris. T. LII. p. 189.* ***1900.***
62e. **Brunn, M. v.** *Weitere Funde von zweierlei Samenkörperformen in demselben Tier. Zool. Anz. Bd. VII.* ***1884.***
63. **Bühler.** *Spermatogenese bei Bufo vulgaris. Verhdl. der Anat. Gesellsch. 9. Vers. in Basel. p. 62.* ***1895.***
64. **Calberla, E.** *Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.* ***1877.***
65. **Camus, L., et Gley, E.** *Action coagulante du liquide prostatique sur le contenu des vésicules séminales. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris. T. CXXIII. p. 194.* ***1896.***
66. — — *Note sur quelques faits relatifs à l'enzyme prostatique et sur la fonction des glandes vésiculaires. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Paris. Sér. 10. T. IV. p. 787.* ***1897.***
67. — — *Rôle des glandes accessoires de l'appareil génital mâle dans la reproduction. Bull. Mus. Hist. nat. Paris. p. 253.* ***1899.***
67a. **Cano, G.** *Sviluppo dei Dromidei. Atti della R. Acad. delle Sc. fis. e matem. Vol. VI. Ser. 2. No. 2. Napoli* ***1893.***
67b. **Cavalié, M.** *La prespermatogénèse chez le poulet. Compt. rend. 13 Congrès internat. de Méd. Sect. Histol. et Embryol. p. 43. Paris* ***1900.***
68. **Ciaccio, G. V.** *Parallele tra gli spermatozoidi del Triton cristatus e quelli della Rana esculenta. Rendic. sess. R. Accad. Scienz. dell' Istit. di Bologna. Anno 1898/99. Vol. III. p. 95. — S. a. Bullet. de Sc. mediche. Anno 70. p. 424.* ***1899.***
69. **Chiarugi, G.** *Receptaculum seminis nella Salamandrina perspicillata. Rendicont. Accad. med.-fis. Fiorentina. Settimana medic. Anno 53. (Ser. 2. Anno 1.) No. 12. p. 142.* ***1899.***
70. **Cohn, Th.** *Zur Kenntnis des Sperma. Deutsche med. Wochenschr. No. 40. 1899. Vereinsbeilage. p. 241. — S. a. Centrlbl. f. allg. Path. u. pathol. Anat. Bd. X. p. 940.* ***1899.***
70a. **Collin, R.** *Note sur la transformation de la spermatide en spermatozoide chez Geophilus linearis Koch. Bibliographie anatomique. T. IX. p. 272.* ***1901.***
71. **Cordes, H.** *Untersuchungen über den Einfluſs akuter und chron. Allgemeinerkrankungen auf die Testikel, speziell auf die Spermatogenese, sowie über das Auftreten von Fett im Hoden. Virchow's Arch. f. pathol. Anat. Bd. CLI.* ***1898.***
72. **Cunéo, B., et Lecène, P.** *Note sur les cellules interstitielles dans le testicule ectopique de l'adulte. Revue de Chirurgie. p. 44.* ***1900.***
73. **Cunningham, J. F.** *Spermatogenesis in Myxine glutinosa. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXXIII. p. 169.* ***1891.***
73a. **Czermak, J. N.** *Ueber die Spermatozoen von Salamandra atra. Ein Beitrag zur Kenntnis der festen Formbestandteile der Molche. Gesammelte Schriften (2 Bände). Bd. I. gr. 8⁰. Leipzig, Engelmann.* ***1879.*** *S. dasselbe in „Uebersicht der Arbeiten u. Veränderungen der Schles. Gesellsch. f. vaterländische Kultur im Jahre 1848. Breslau* ***1849***". *Auszug in: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. II. p. 350.* ***1850.***
73a. **Dangeard, P. A.** *Étude comparative de la zoospore et du spermatozoide. Le Botaniste. Sér. 7. Fascicule 6. Avril* ***1901.***
73b. **Dujardin.** *Sur les Zoospermes de la Salamandre aquatique. Ann. des Sc. natur. Sér. 2. T. X.* ***1838.***
73c. **Duméril, A.** *Métamorphose des Batraciens urodèles à branchies externes du Mexique, dits Axolotles. Ann. Sc. nat. T. VII.* ***1867.*** *(73b—73d fehlen bei Minot.)*
73d. **Duvernoy.** *Fragments sur les organes génito-urinaires des reptiles et leurs produits. Mém. présentés par divers Savants étrangers à l'Académie des Sc. T. XI. Paris.* ***1848.***
73f. **Duval, M.** *Recherches sur la spermatogénèse chez la Grenouille. Rev. des Sc. natur. de Montpellier.* ***1895.***
73g. — *Article: Spermatozoide, Sperme dans Jaccoud, Dictionn. de Méd. et de Chir. pratiques.*
74. **Ebner, V. v.** *Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwickelung der Spermatozoiden bei den Säugetieren und beim Menschen. Rollett's Untersuchungen aus dem Inst. f. Physiol. und Histol. in Graz. p. 200. Leipzig.* ***1871.***
75. — *Zur Spermatogenese bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. p. 236.* ***1888.***

76. **Ebner, V. v.** *Ueber die Teilung der Spermatocyten bei den Säugetieren. Sitz.-Bber. d. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-natw. Kl. Bd. CVIII. Abt. III.* **1899.**
77. **Eisen, G.** *The Spermatogenesis of Batrachoseps. Journ. of Morphology. Vol. XVII. p. 1.* **1900.**
78. — *The Chromoplasts and the Chromioles. Biol. Centralbl. Bd. XIX. p. 130.* **1899.**
79. **Ellinger.** *Retention beider Hoden (Kryptorchismus) beim Bullen. Berliner tierärztl. Wochenschr. p. 135.* **1895.**
79a. **Erlanger, R. v.** *Ueber die sogenannte Sphäre in den männlichen Geschlechtszellen. Zool. Centralbl. 4. Jahrg.* **1897.**
79b. — *Spermatogenetische Fragen. Zool. Centralbl. III und IV.* **1896, 1897.**
80. **Felix, W.** *Zur Anatomie des Ductus ejaculatorius, der Ampulla ductus deferentis und der Vesicula seminalis des erwachsenen Mannes. Anat. Hefte, herausgeg. von Fr. Merkel u. R. Bonnet. 54. Heft. (Bd. XVII. H. 1). p. 3.* **1901.**
81. **Félizet, G., et Branca, A.** *Histologie du testicule ectopique. C. R. de la Soc. de Biol. Paris. p. 941 et 987.* **1898.**
81I. — — *Dégénérescence de la paroi propre et des cellules Sertoliniennes dans le testicule en ectopie. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes. Quatr. Sess. (Montpellier. 1902.) p. 92. Nancy.* **1902.**
81a. **Field, G. Wilton.** *On the Morphology and Physiology of the Echinoderm Spermatozoon. Journ. of Morphology. Vol. XI. p. 235.* **1895.**
81b. **Flemming, W.** *Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XX.* **1882.** *(Fehlt bei Minot.)*
82. — *Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI. p. 71.* **1888.**
83. **Florence.** *Du sperme et des taches de sperme en médecine légale. Arch. d'Anthropol. crimin. Année XI. pp. 37, 146 et 249.* **1896.** *V. a. Lyon.* **1897.**
84. — *Les cristaux du Sperme. Arch. d'Anthropol. crimin. T. XII. p. 689.* **1897.**
84a. **Foà, C.** *Sur la transplantation des testicules. Arch. ital. de Biolog. T. XXXV. p. 337.* **1901.**
85. **Foulis, J.** *Some observations on the Development of the Testicle. Transact. Med.-chir. Soc. Edinburgh. Vol. XVIII.* **1899.**
86. **Frankl, O.** *Die Ausführungswege der Harnsamenniere des Frosches. Zeitschr. f. w. Sool. Bd. LXIII. S. 23.* **1897.**
86a. **Fränkel M.** *Die Samenblasen des Menschen. Berlin. Hirschwald.* **1901.** *4.*
87. **Friedmann, Fr.** *Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der männl. Geschlechtsorgane. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. LII. p. 856.* **1898.**
87a. **Fürbringer, P.** *Herkunft und klinische Bedeutung der sogenannten Spermakrystalle. Centralbl. f. die med. Wissensch. No. 2.* **1881.**
88. — *Zur Kenntnis der specifischen Krystallbildungen im Genitalsystem des Mannes. Deutsche med. Wochenschr. 22. Jahrg. Nr. 38. S. 603.* **1896.**
89. — *Berichtigung. Virchow's Arch. f. patholog. Anat. Bd. CXLV. p. 644.* **1896.**
89a. — *Die Störungen der Geschlechtsfunktionen des Mannes. Nothnagel's specielle Pathologie und Therapie. Bd. XIX. Teil 3. Wien* **1895.**
89b. — *Ueber die Herkunft und klinische Bedeutung der sog. Spermakrystalle. Centralbl. für die med. Wissensch. p. 19.* **1881.** *S. a. Zeitschr. f. klin. Medizin. Bd. III.* **1881.**
90. **Fürst, K. M.** *Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beuteltieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. p. 336.* **1887.**
91. — *Haarzellen und Flimmerzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII.* **1900.**
91a. — *Bidrag till kännedomen om sädeskropparnas struktur och utveckling. Nordiskt med. Arkiv. XIX.* **1887.** *(Fehlt bei Minot.)*
92. **Germano, Ed.** *Ricerche istologiche sul testicolo dalla nascità alla maturità. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. IX. p. 241.* **1892.** — *V. a. Boll. della Società di Naturalisti Napoli. Vol. V. p. 79.* **1891.**
92a. **Gasco.** *Les amours des Axolotls. Zool. Anz.* **1881.** *(Fehlt bei Minot.)*
93. **Gibbes, H.** *On the structure of the vertebrate spermatozoon. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XIX. p. 487.* **1879.**
93a. — *On the human spermatozoa. Ibid. Vol. XX.* **1880.** *(Fehlt bei Minot.)*
94. **Godlewski jun.** *Weitere Untersuchungen über die Umwandlungsweise der Spermatiden in Spermatozoen bei Helix pomatia. Anzeiger der Akad. d. Wiss. Krakau.* **1897.**
95. **Grégoire, V.** *Les cinèses polliniques chez les Liliacées. La Cellule. T. XVI.* **1899.**
96. **Griffiths, J.** *The structural Changes observed in the Testicles of aged Persons. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVII. p. 474 etc.* **1893.**

97. **Griffiths, J.** *Retained Testes in Man and in the Dog. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVIII. p. 207.* **1894.**
98. — *The Condition of Testes and Prostate Gland in Eunuchoid Persons. Ibid. p. 221.* **1894.**
99. — *The effects upon the testes of Ligature of the spermatic Artery, spermatic Veins and of both Artery and Veins. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXX. p. 81.* **1895.**
100. — *Three lectures upon the Testes delivered before the R. College of Surgeons of England. The Lancet. p. 791 and 916.* **1895.**
101. **Grobben, K.** *Ueber die Anordnung der Samenkörper zu Bündeln im Hoden vieler Tiere, sowie deren Ursache. Zool. Anz. Bd. XXII. p. 104.* **1899.**
101a. **Grohe, F.** *Ueber die Bewegung der Samenkörper. Virchow's Archiv f. pathol. Anat. Bd. XXXII.* **1865.**
101b. **Grünhagen, A.** *Untersuchnngen über Samenentwicklung. Centralbl. f. d. med. Wissensch. No. 28. p. 481 und No. 42. S. 737.* **1885.** *(Fehlt bei Minot.)*
102. **Guignard, L.** *Développement et constitution des Anthérozoides. Revue générale de Botanique. T. I. p. 11, 63, 136, et 175. (Litt.)* **1889.**
103. **Gumprecht.** *Ueber das Wesen der Jodreaktion (Florence'sche Reaktion) im Sperma und außerhalb desselben. Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. IX. p. 577.* **1898.**
104. **Gurwitsch, A.** *Zur Entwicklung der Flimmerzellen. Anat. Anz. Bd. XVII.* **1900.**
105. — *Studien über Flimmerzellen. I. Histogenese der Flimmerzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LVII. p. 184,* **1901.**
105a. **Guyer, M. F.** *Spermatogenesis in hybrid pigeons. Scienc. N. S. Vol. XI. p. 248.* **1900.**
106. **Hammar, J. A.** *Ueber Sekretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes. Arch. f. Anat. u. Phys. (Abt. f. Anat. u. Entw.-Gesch.) Suppl.-Bd. p. 1.* **1897.**
107. **Hansemann, D. v.** *Ueber die großen Zwischenzellen des Hoden. Arch. f. Anat. und Phys. (Physiol. Abt.). p. 176.* **1896.**
107a. — *Ueber die sogenannten Zwischenzellen des Hoden und deren Bedeutung bei pathologischen Veränderungen. Virchow's Arch. für pathol. Anat. Bd. CXLII. p. 538.* **1895.**
108. — *Demonstration zur Spermatogenese des Orang-Utang. Verhandl. d. Physiolog. Gesellsch. in Berlin. Jahrg. 1898/1899. Arch. f. Anat. und Physiol.* **1899.**
108a. **Harvey.** *Ueber die Zwischensubstanz des Hodens. Centralbl. f. d. med. Wissensch. No. 30.* **1875.**
109. **Heidenhain, M.** *Ueber die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 513.* **1900.**
109a. **Helman.** *Ueber die Entwicklung der Spermatozoen der Wirbeltiere. Diss. Dorpat.* **1879.** *(Fehlt bei Minot.)*
110. **Henle, J.** *Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Eingeweidelehre. 1. Auflage.* **1866.** *2. Aufl.* **1874.**
110a. **Henneguy, L. F.** *Recherches sur la vitalité des spermatozoides de la truite. Comp. rend. Ac. des Sc. Paris. T. LXXXIV. No. 23.* **1877.** *(Fehlt bei Minot.)*
111. — *Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Arch. d'anat. microscop. T. I.* **1898.**
112. **Henry, A.** *Phénomènes sécrétoires dans l'épididyme des Reptiles. Bibliograph. anatom. (Nancy.) T. V. p. 184.* **1897.**
113. — *Phénomènes sécrétoires dans l'épididyme des mammifères. Bibliogr. anat. T. VI. p. 265.* **1899.** — *Fonction sécrétoire de l'Epididyme. Arch. d'anat. microsc. T. III.* **1900.**
114. **Herlitzka, A.** *Sur la transplantation des testicules. Arch. ital. de Biol. T. XXXII. p. 274.* **1899.**
115. **Hermann, F.** *Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIV. p. 58.* **1889.**
115a. — *Die postfötale Histiogenese des Hodens der Maus bis zur Pubertät. Ebendaselbst. p. 429.*
115b. — *Urogenitalsystem. Referat in „Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte", herausgeg. von Merkel u. Bonnet. I u. II.* **1891 u. 1892.** *(Spermatozoen.)*
116. — *Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. L. p. 276.* **1897.** *(Zool. Centralbl.* **1898.***)*
117. — *Bemerkungen über die chromatoiden Körper der Samenzellen. Anatom. Anz. Bd. XIV. p. 311.* **1898.**
118. — *In eigener Sache. Ebend. Bd. XV. p. 177.*

119. ***His, W.*** *Les travaux scientifiques du Prof. F. Miescher. Bibliothèque universelle. Arch. des Sc. phys. et nat. 102e année. p. 509.* ***1897.***
119a. ***Hoffmann, C. K.*** *Amphibien. In Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. VI. Abt. 2. Leipzig u. Heidelberg. Winter* ***1877.***
119b. ***Hofmeister.*** *Untersuchungen über die Zwischensubstanz im Hoden der Säugetiere. Wiener akad. Sitzungsber.* ***1872.***
120. ***Janssens, F. A.*** *Rapprochements entre les cinèses polliniques et les cinèses sexuelles dans le testicule des Tritons. Anat. Anz. Bd. XVII, p. 520.* ***1900.***
120a. — *La spermatogénèse chez les Tritons. „La Cellule". T. XIX. p. 1.* ***1901.***
120b. — *Die Spermatogenese bei den Tritonen nebst einigen Bemerkungen über die Analogie zwischen chemischer und physikalischer Thätigkeit der Zelle. Anatom. Anz. Bd. XXI. No. 5.* ***1902.***
121. ***Jensen, O. S.*** *Die Struktur der Samenfäden. Bergen* ***1879.*** *(Berlin b. Friedländer.)*
121a. — *Ueber die Struktur der Samenkörper bei Säugetieren, Vögeln und Amphibien. Anat. Anz. Bd. I.* ***1886.***
121b. — *Untersuchungen über die Samenkörper der Säugetiere, Vögel und Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXX. p. 379.* ***1887.***
121c. — *Recherches sur la spermatogénèse. Archives de Biologie. T. IV. p. 1.* ***1883.***
122. ***Ikeno, S.*** *Vorläufige Mitteilung über die Spermatozoiden bei Cycas revoluta. Botan. Centralbl. Bd. LXIX.* ***1897.***
123. ***Johnston, Wyatt.*** *On the jodine test for semen. Boston med. surg. Journ. Vol. CXXXVI. p. 324.* ***1897.***
124. ***Jordan, Edw. O.*** *The spermatophores of Diemyctylus (Diemyctylus viridescens). Journ. of Morph. Vol. V. p. 263.* ***1891.***
125. ***Ishikawa, C.*** *Die Entwickelung der Pollenkörner von Allium fistulosum. Ein Beitrag zur Chromosomenreduktion im Pflanzenreiche. Journ. Colleg. Sc. Imper. Univ. Tokyo. Vol. X.* ***1897.***
125a. ***Ivanoff, E.*** *La fonction des vésicules séminales et de la glande prostatique dans l'acte de fécondation. Journ. de phys. et de pathol. génér. T. II. p. 95.* ***1900.***
126. ***Kingsbury, B. T.*** *The reducing divisions in the spermatogenesis of Desmognathus fuscus. Zoolog. Bull. Vol. II.* ***1899.***
126a. ***Kayser, H.*** *Untersuchungen über die Bedeutung der Samenblasen. Diss. inaug. Berlin.* ***1889.***
126aa. ***Klas.*** *Ueber die Entwickelung der Spermatozoiden. Dissert. inaug. Greifswald.* ***1874.*** *(Fehlt bei Minot.)*
126b. ***Klein, E.*** *Beiträge zur Kenntnis der Samenzellen und der Bildung der Samenfäden bei den Säugetieren. Centralbl. f. die mediz. Wiss. No. 20. p. 369.* ***1880.*** *(Fehlt bei Minot.)*
127. ***Kölliker, A.*** *Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Tiere nebst einem Versuche über das Wesen und die Bedeutung der sogenannten Samentiere. 88 p. 3 Taf. 4. Berlin* ***1841.*** *(Philos. Inaug. Diss. der Univ. Zürich.)*
128. — *Die Bildung der Samenfäden in Bläschen als allgemeines Entwickelungsgesetz. Neue Denkschriften der Schweizerischen Gesellsch. f. d. Naturwissensch. Bd. VIII. p. 1.* ***1847.***
129. — *Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII. p. 201.* ***1856.*** *S. a. Würzburger Verhandl. VI.* ***1856*** *und British Association Reports. p. 125.* ***1855.***
129a. ***Kolossow.*** *Beitrag zur Frage von der Entwicklung der Samenfäden bei Säugetieren. Med. Centralbl. Bd. XXX. p. 562.* ***1888.*** *(Ist bei Minot unrichtig als „Kolosson" citiert.)*
130. ***Korff, K. v.*** *Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. LIV. p. 291.* ***1899.***
130a. — *Zur Histogenese der Spermien von Phalangista vulpina. Arch. f. mikr. Anat. und Entw. Gesch. Bd. LX. p. 233. April* ***1902.***
130b. — *Weitere Beobachtungen über des Vorkommen V-förmiger Centralkörper. Anat. Anz. Bd. XIX. p. 490.* ***1901.***
131. ***Kossel, A.*** *Untersuchungen über die Nucleine und ihre Spaltungsprodukte. Zeitschr. f. physiol. Chemie.* ***1881.***
132. — *Ueber die Nucleinsäure. Arch. f. Anat. und Phys. Phys. Abt. p. 157.* ***1893.*** *(In der Zeitschrift für physiologische Chemie finden sich zahlreiche Originalarbeiten Kossel's und seiner Schüler über die Chemie des Sperma, welche hier nicht sämtlich aufgezählt werden können. Es seien u. a. genannt: 1. A. Kossel. Ueber die basischen Stoffe des Zellkerns. — 2. A. Kossel. Ueber die Bildung des Thymin aus Fischsperma [1 u. 2 in Bd. XXI u. XXII der Zeitschr. f. phys. Chemie. 1897 u. 1898]. — 3. A. Matthews. Zur Chemie der Spermatozoen. Zeitschr. f. phys.*

Ch. 1897. — 4. A. Kossel. Ueber die Konstitution der einfachsten Eiweifsstoffe. Ebd. 1898. — 5. D. Kurajeff. Ueber das Protamin aus den Spermatozoen der Makrele. Ebd. 1898. — 6. Wl. Gulewitsch. Ueber das Arginin. Ebd, 1899. — 7. Wl. Gulewitsch. Ueber das Thymin. Ebd. 1899. — Eine kurze Zusammenstellung über die „Nucleinstoffe" giebt A. Kossel in Liebreich's Encyklopädie d. Therapie. Bd. III. 1900. — In allen diesen Artikeln weitere Litteratur.)

132a. **Kowalevsky, A.** *Imprégnation hypodermique chez l'Haemantaria costata. C. R. de l'Acad. des Sc. Paris. T. CXXIX.* ***1899.***

133. **Krause, W.** *Zum Spiralsaum der Samenfäden. — H. Gibbes. On human spermatozoa. Biol. Centralbl. Bd. I. p. 25.* ***1881.***

134. *— Der Spiralsaum der Samenfäden. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. II. p. 170.* ***1885.***

134a. *— Die Spermatogenese bei den Säugern. Centralbl. f. die med. Wissensch. p. 356 u. 401.* ***1881.***

135. *— Handbuch der menschlichen Anatomie. (3. Aufl. von C. Fr. Th. Krause's Handbuch.) Nachträge zur allgem. und mikrosk. Anatomie. p. 86. Hannover, Hahn'sche Buchhandl.,* ***1881.***

136. **Ladenburg.** *Ueber das Diäthylendiimin (Piperazin). Ber. der Deutschen chem. Gesellsch. Bd. XXIII. p. 3740.* ***1890.***

136a. **Langhans, Th.** *„Ueber Hodenatrophie", in Kocher, Krankheiten der männlichen Geschlechtsorgane. Deutsche Chirurgie. Stuttgart* ***1887.***

137. **Langerhans, P.** *Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII.* ***1876.***

137a. **Laulanié.** *Sur l'unité du processus de la spermatogénèse chez les mammifères. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris.* ***1885.*** *(Fehlt bei Minot.)*

137b. *— Sur l'évolution et la valeur de l'épithélium germinatif dans le testicule foetal des mammifères. Compt. rend. Soc. de Biologie.* ***1887.*** *(Fehlt bei Minot.)*

137c. **Launois, P. E.** *Histoire des spermatozoides. La Presse méd. No. 14. p. 77—80.* ***1901.***

138. **Lecco, M. F.** *Ueber die mikrochemische Erkennung der Spermaflecken in Kriminalfällen. Wien. klin. Wochenschr. X. Jahrg. p. 820.* ***1897.***

138a. **Lécaillon, A.** *Sur la disposition, la structure et le fonctionnement de l'appareil réproducteur des Collemboles. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes. Quatr. Sess. (Montpellier 1902.) p. 132. Nancy* ***1902.***

139. **Leeuwenhoeck, A. van.** *Opera omnia s. arcana naturae ope exactissimorum microscopiorum detecta etc. T. I—IV. Lugd. Batav.* ***1719—1722.*** *T. IV. (Anatomia et contemplationes). p. 57.*

140. **Lenhossék, M. v.** *Ueber Spermatogenese bei Säugetieren. Vorläufige Mitt. Tübingen* ***1897.***

141. *— Beiträge zur Kenntnis der Zwischenzellen des Hodens. Arch. f. Anat. u. Phys. (Anat.-entwickelungsgesch. Abt.) p. 85.* ***1897.*** *S. a. Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturf. u. Aerzte. 68. Vers. zu Frankfurt a. M. II. Teil. Heft 2. p. 489.* ***1897.***

142. *— Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. LI. p. 215.* ***1898.***

142a. *— Ueber Flimmerzellen. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. in Kiel.* ***1898.***

143. *— Ueber die Centralkörper in den Zwischenzellen des Hodens. Bibliogr. anat. T. VII. p. 90.* ***1899.***

144. **Leprince, M.** *Début de la spermatogénèse dans l'espèce humaine: Applications médico-légales. · Thèse de Paris* ***1899.***

145. **Leydig, Fr.** *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen* ***1872.***

145a. *— Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn* ***1877.***

146. *— Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn* ***1883.***

146a. *— Kleinere Mitteilungen zur tierischen Gewebelehre. Müller's Arch. f. Anat. u. Phys.* ***1854.***

146b. *— Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M.* ***1857.***

147. **Lewy, B.** *Sind die Charcot-Leyden'schen Krystalle mit den Böttcher'schen Spermakrystallen identisch? Beiträge zur inneren Med. Festschr. f. Lazarus. p. 1. Berlin* ***1899.***

148. **Lode, A.** *Experimentelle Beiträge zur Physiologie d. Samenblasen. Sitzungsb. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. Abt. 3. Bd. CIV. p. 33.* ***1895.***

149. **Lohnstein, H.** *Ueber die Reaktion des Prostatasekretes bei chronischer Prostatitis und ihren Einflufs auf die Lebensfähigkeit der Spermatozoen. Deutsche med. Wochenschr. No. 52.* ***1900.***

150. **Loisel, G.,** *La spermatogénèse chez le moineau pendant l'hiver. C. R. Soc. de Biol. Paris. T. I. Sér. 11. p. 327.* ***1899.***
151. — *La préspermatogénèse chez le moineau. C. R. Soc. de Biol. Paris. T. I. Sér. 11. p. 961.* ***1899.*** *V. a. Compt. rend. 13. Congrès intern. de Méd. Paris. Sect. Hist. et Embryol. p. 40.* ***1900.***
152. — *Étude sur la spermatogénèse chez le moineau domestique. Journ. de l'anatom. et de la phys. I. Année 36. p. 160.* ***1900.*** *II. Année 37. p. 193.* ***1901.*** *III. Année 38. p. 112.* ***1902.***
153. — *Le noyau dans la division directe des spermatogonies. Compt. rend. Soc. Biol. T. LII. p. 89.* ***1900.***
153a. — *Le fonctionnement des testicules chez les oiseaux. Compt. rend. des Séances de la Soc. de Biol. T. LII. Avril* ***1900.***
153b. — *Cellules germinatives, ovules mâles, cellules de Sertoli. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris. Décembre.* ***1900.***
153c. — *Formation des spermatozoides chez le moineau. Compt. rend. de la Soc. de Biol. Novbr.* ***1901.***
153d. — *Divisions cellulaires directes dans le canalicule séminifère du moineau. C. R. Assoc. franç. p. l'av. scienc. Session Boulogne. P. I p. 269.* ***1899.***
153e. — *Influence de la néphrectomie sur la spermatogénèse. Compt. rend. Soc. de Biol. No. 28. p. 836.* ***1901.***
153f. — *Sur l'origine du testicule et sur sa nature glandulaire. Compt. rend. Soc. de Biol. 18 Janv.* ***1902*** *et Compt. rend. Ac. des Sc. Avril* ***1902.***
153g. — *La cellule de Sertoli et la formation des spermatozoides chez le moineau. C. R. Ac. des Sc. Paris. T. CXXXIII. p. 895.* ***1901.*** — *V. a. Compt. rend. Soc. Biol. No. 35. p. 974.* ***1901.***
153h. — *Formation et fonctionnement de l'épithélium séminifère chez le moineau. Bibliographie anat. T. X. p. 71.* ***1902.***
153i. — *Influence du jeûne sur la spermatogénèse. C. R. Soc. de Biol. T. LIII. p. 836.* ***1901.***
153k. — *Sur l'origine embryonnaire et l'évolution de la sécrétion interne du testicule. Compt. rend. Soc. de Biol. Juillet* ***1902.***
154. **Lubarsch, O.** *Ueber das Vorkommen krystallinischer und krystalloider Bildungen in den Zellen des menschlichen Hodens. Virchow's Arch. für pathol. Anatomie. Bd. CXLV. p. 316.* ***1896.*** *S. a. Deutsche med. Wochenschr. p. 755.* ***1896.***
155. — *Erwiderung auf die Berichtigung P. Fürbringer's. Virchow's Arch. Bd. CXLVI. p. 362.* ***1896.***
156. **Lukjanow, S. M.** *Contribution à l'étude de la spermatogénèse chez la Souris blanche. Archives des Sciences biologiques St. Pétersbourg. T. VI. p. 297.* ***1898.***
157. **Mc Gregor, J. H.** *The spermatogenesis of Amphiuma. Journ. of Morphology. Vol. XV. Suppl. p. 57.* ***1899.***
158. **Maddox, R. L.** *Algunas observaciones sobre varias formas del espermatozoo humano. Gac. med. de Cádiz. Anno 2. p. 257.* ***1894.***
158a. **Malbranc.** *Ueber das Sperma von Siredon. Würzburger Verhandl. Neue Folge. Bd. III.* ***1872.*** *(Fehlt bei Minot.)*
$158a_1$. **Magini, G.** *Sui cambiamenti micro-chimici degli spermatozoi nella fecondazione. (20 pp.) Montepulciano, tip. E. Fumi,* ***1902.***
158b. **Massart.** *Sur l'irritabilité des spermatozoides de la grenouille. Bull. Acad. royale des Sc. de Belgique. T. XVIII. p. 750.* ***1889.*** *(Fehlt bei Minot.)*
158c. **Marshall, F. H. A.** *The copulatory Organ in the Sheep. Anatom. Anzeiger. Bd. XX. No. 10 u. 11.* ***1901.***
158d. **Martin, Edw., Carnett, V., Levi** and **Pennington.** *The surgical treatment of sterility due to obstruction at the epididymis. Together with a study of morphology of human spermatozoa. University of Pennsylvania medical Bulletin. No. 1. March* ***1902.*** *(Konnte nicht mehr verwertet werden.)*
159. **Mathieu, C.** *De la cellule interstitielle du testicule et de ses produits de sécrétion (cristalloides). Thèse. Nancy* ***1890.***
159a. **Maximow, A.** *Die histologischen Vorgänge bei der Heilung von Hodenverletzungen und die Regenerationsfähigkeit des Hodengewebes. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anatomie und allgemeine Pathologie. Bd. XXVI. p. 230.* ***1899.***
160. — *Bemerkungen zu der Arbeit von Cl. Regaud: „Évolution tératologique des cellules séminales. Les spermatides à noyaux multiples chez les mammifères.“ Bibliographie anatomique. T. VIII. p. 183.* ***1900.***
160a. — *Ueber die teratologischen Samenzellenformen. Bibliographie anatomique. T. VIII. p. 312.* ***1900.***
161. **Menzel, A.** *Ueber Spermatozoen nach Studien an einer Spermatocele. Archiv f. klin. Chirurgie, herausg. von v. Langenbeck. Bd. XXI. p. 518.* ***1877.*** *(Fehlt bei Minot.)*

162. **Merkel, Fr.** *Die Stützzellen des menschl. Hodens. J. Müller's Arch. f. Anat. und Phys. (herausg. v. Reichert und du Bois-Reymond). p. 1.* **1871**, *und die Entwickelungsvorgänge im Innern der Samenkanälchen. Ebendas. p. 644. (Fehlt bei Minot.) — S. auch Göttinger Nachrichten* **1868.**
162a. **Messing.** *Anatomische Untersuchungen über den Testikel der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung des Corpus Highmori. Dissert. inaug. Dorpat* **1877.**
163. **Métais, A.** *De la recherche du sperme au point de vue médico-légal. Étude comparative des divers procédés. Thèse de Paris.* **1898.**
164. **Metzner, R.** *Beitrag zur Granulalehre: I. Kern- und Kernteilung. Arch. f. Anat. und Physiologie. Phys. Abt.* **1894.**
165. **Meves, Fr.** *Ueber eine Metamorphose der Attractionssphäre in den Spermatogonien von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. XLIV. p. 119.* **1894.**
166. — *Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwickelungsgesch. Bd. XLVIII. p. 1.* **1896.**
166a. — *Zellteilung. In: Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgesch., herausgeg. von Fr. Merkel und R. Bonnet. Bd. VI. p. 284. Wiesbaden* **1897.**
167. — *Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. und Entwickelunggesch. Bd. L. p. 110.* **1897.** — *S. a. Mitt. f. d. Verein Schleswig-Holst. Aerzte. Bd. V. Kiel* **1897.**
168. — *Zur Entstehung der Achsenfäden menschlicher Spermatozoen. Anat. Anz. Bd. XIV. p. 168.* **1897.**
168a. — *Ueber Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz. Bd. XIV.* **1897.**
169. — *Ueber das Verhalten der Centralkörper bei der Histogenese der Samenfäden von Mensch und Ratte. (Dazu Diskussion.) Verhandl. d. Anat. Gesellschaft XII. Versamml. Kiel. p. 91.* **1898.** — *S. a. Mitteil. f. den Verein Schleswig.-Holst. Aerzte in Kiel. Jahrg VI. No. 5.*
170. — *Ueber Entstehung und Schicksal der Schwanzmanschette bei der Bildung der Samenfäden. Mitteil. des Vereins Schleswig-Holst. Aerzte. Bd. VII. p. 1.* **1898.**
171. — *Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. LIV. p. 329.* **1899.**
172. — *Ueber den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. LVI. p. 553.* **1900.**
172a. — *Ueber die sog. wurmförmigen Samenfäden von Paludina und über ihre Entwickelung. Verhandl. der Anatom. Gesellsch. im Jahre 1901 zu Bonn. p. 23. Jena, G. Fischer,* **1901.**
172b. — *und* **v. Korff, K.** *Zur Kenntnis der Zellteilung bei Myriopoden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. LVII. p. 481.* **1901.**
172c. — *Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtung an Paludina und Pygaera. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. LXI. p. 1.* **1902.**
172d. **Meyer, E.** *Die Spermatogenese bei den Säugetieren. St. Petersburg* **1880.**
173. **Miescher, Fr.** *Histochemische und physiologische Arbeiten. Gesammelt und herausgeg. von seinen Freunden. Bd. II. Leipzig, F. C. W. Vogel,* **1897.** *Artikel: 1) Die Spermatozoen einiger Wirbeltiere (p. 55); 2) Physiologisch-chemische Untersuchungen über die Lachsmilch (p. 359); 3) Miescher's Beobachtungen über die morphologische Entwickelung der Lachsspermatozoen. Nachtrag von W. His (p. 415). — Zu No. 2 s. a. Arch. f. experim. Pathol. u. Pharmakologie, herausgeg. von O. Schmiedeberg. Bd. XXXVII.* **1896.**
174. **Mihalkovics, Gézá-tol.** *A herecsövek szöveti szerkezete. (Ueber Spermatozoenentwickelung.) Festschrift für Professor Kovacs. Budapest* **1894.**
174a. **Montgomery, J. H.** *The spermatogenesis of Pentatoma up to the formation of the Spermatid. Zoolog. Jahrb. Bd. VII.* **1898.**
174b. **Montané.** *Cytodiérèse dans le testicule du rat. C. R. de la Soc. de Biol.* **1889.**
174c. — *Cytodiérèse dans le testicule des Solipèdes. Ibid.*
175. **Moore, J. E. S.** *Mammalian Spermatogenesis. Anat. Anz. Jahrg. 8. No. 20. p. 683.* **1893.**
176. — *Some points in the Spermatogenesis of Mammalia. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XI. p. 129.* **1894.** — *S. a. Zoolog. Centralbl. Jahrg. 2. No. 9/10. p. 269 (Auszug).* **1894.** *Ferner in Huxley Research Laboratory of the Royal Coll. of Sc. London.* **1894.**
176a. — *On the reduction division in the cartilagineous fishes. Report 64. meeting of British Assoc. Advanc. of Science. Oxford.* **1894.**

177. **Moore, J. E. S.** *On the structural changes in the reproductive cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. micr. Science. New Ser. No. 150. (Vol. XXXVIII. P. 2.) p. 275.* **1896.**
178. — *On the Spermatogenesis in Birds. Rep. of the 65. meeting of the British Assoc. for the Advanc. of Science. p. 735.* **1895.**
178a. **Mouret, J.** *La spermatogénèse. Nouveau Montpellier médical. (35 pp.)* **1896.**
179. **Moxter.** *Ueber ein specifisches Immunserum gegen Spermatozoen. Deutsche mediz. Wochenschr. No. 4.* **1900.**
180. **Myers-Ward, C. F.** *Preliminary note on the structure and function of the Epididymis and Vas deferens in the higher Mammalia. Journ. of Anat. and Physiol. London. Vol. XXXII. p. 135.* **1897.**
180a. **Munk, H.** *Ueber Ei und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX.* **1858.**
180b. **Murray, J. A.** *Contributions to a Knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogenie. Bd. XI.* **1886.**
181. **Neumann. E.** *Untersuchungen über die Entwicklung der Spermatozoiden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. p. 292.* **1875**. *S. a. Centralbl. f. d. med. Wiss.* **1872.**
182. — *Eine Notiz über Trockenpräparate von Spermatozoen. Arch. f. pathol. Anat. Bd. CLIX. p. 173.* **1900.**
182a. **Neumeister.** *Lehrbuch der physiologischen Chemie. I. und II. Jena, Fischer.* **1895.**
183. **Nicolas, A.** *Les spermatogonies chez la Salamandre d'hiver. C. R. hebdom. de la Soc. de Biol. p. 590.* **1892.**
184. **Niessing, C.** *Die Beteiligung von Centralkörper und -sphäre am Aufbau des Samenfadens. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLVIII. p. 111.* **1896.** *S. a. Inaug.-Diss. Halle a. S.* **1896.**
185. — *Kurze Mitteilung über Spermatogenese. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 43.* **1900.**
185a. **Nussbaum, M.** *Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung; ein Beitrag zur Lehre von der Vererbung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. p. 155.* **1884.**
185b. — *Von der Bedeutung der Hodenzwischensubstanz. Ibid. Bd. XVIII.* **1880.**
185c. — *Der Geschlechtsteil der Froschniere. Zool. Anz. Bd.* **XX.** *p. 425.* **1897.**
185d. — *Notiz zu dem Aufsatze O. Frankl's: „Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches". Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LI. p. 213.* **1897.**
186. **Omgeltschenko, Th. S.** *Die Spermatogenese und ihre biologischen Grundlagen. Diss. St. Petersburg.* **1898.** *(Russisch.) Nach der Angabe Hoyer's ohne Bedeutung.*
187. **Osawa, Gakutaro.** *Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. XLIX. p. 113.* **1897.**
187a. **Pallin, G.** *Beiträge zur Anatomie und Embryologie der Prostata und der Samenblasen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. p. 135.* **1901.** *S. a. Upsala Läkareförenings Förhandlingar. Ny Följel. Bd. VI.* **1900.**
188. **Pappenheim, A.** *Färbetechnisches zur Kenntnis der Spermatosomata hominis. Biolog. Centralbl. Bd. XX. p. 373.* **1900.**
188a. **Parker, W. N.** *On the anatomy and physiology of Protopterus annectens. Transact. of the Royal Irish Academy. Vol. XXX. P. III. p. 109. Dublin* **1892.**
189. **Paulmier, F. C.** *Plurivalent Spermatids and Giant Spermatozoa and their Relation to the Centrosome Question. American morphol. Society. 11. Meeting. Science. N. Ser. Vol. VII. p. 221.* **1898.**
189a. — *The spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. of Morphology. Vol. XV. Supplement. p. 224.* **1899.**
190. **Peck, J. J.** *Vitality of the Spermatozoon. Science. N. S. Vol. IV. p. 839.* **1896.**
191. **Peter, K.** *Die Bedeutung der Nährzelle im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. LIII. p. 180.* **1898.**
192. — *Das Centrum für die Flimmer- und Geifselbewegung. Anat. Anz. Bd. XV.* **1898.**
193. **Piana, G., et Sertoli, E.** *Contribution à l'étude de la fonction spermatogénique. Arch. ital. de biol. T. XXII. p. 53.* **1894.** *S. a. Atti dell' XI. Congresso med. internaz. Roma. Vol. II. Physiol. p. 30.* **1894.**
194. **Piersol, G. A.** *Duration of motion of human Spermatozoa. Anat. Anz. p. 293.* **1893.**
195. **Plà, E. F.** *Desarollo prematuro del aparato genital en un niño de tres años. Progresso médico Habana. p. 180.* **1892.**
196. **Platner, G.** *Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXV.* **1885.**
197. **Plato, J.** *Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. XLVIII. p. 280.* **1896.**

197a. **Plato, J.** *Zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Geschlechtsorgane. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. L. p. 280.*
198. **Posner, K.** *Ueber Propeptonurie, ein Beitrag zur Chemie des Samens. Centralbl. f. die med. Wissensch. No. 27.* ***1890.*** *S. a. Berl. klin. Wochenschr. No. 21.* ***1888.***
199. — *Weitere Notiz zur Chemie des Samens. Centralbl. f. d. med. Wiss. p. 225.* ***1892.***
200. — *Demonstration von Harn- und Spermapräparaten. Verhandl. des 11. Kongresses f. innere Medizin, gehalten zu Leipzig. p. 474.* ***1892.***
200a. **Pouchet.** *Théorie positive de l'ovulation spontanée et de la fécondation des mammifères et de l'espèce humain. Paris* ***1841.*** *(Spermien von Siredon — fehlt bei Minot.)*
201. **Pousargues, E. de.** *Détails anatomiques sur l'appareil génital mâle du Cavia cobaya. Ann. des Sc. nat. Zool. T. XV. No. 6. p. 343.* ***1893.***
202. **Prenant, A.** *Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Reptiles. La Cellule. T. IV. p. 179.* ***1889.*** *V. a. C. rend. Soc. Biol.* ***1888.***
202a. — *Étude sur la structure du tube séminifère des Mammifères. (Recherches sur la signification des éléments, qui le constituent.) Thèse Paris* ***1887.*** *(Fehlt bei Minot.)*
202a — *Sur un point de la structure du tube séminifère chez les mammifères. Compt. rend. Soc. de Biol.* ***1887.***
202aII. — *Étude sur la structure du tube séminifère des mammifères. Thèse de Nancy.* ***1887.*** *(202aI u. II fehlen bei Minot.)*
202aIII. — *Titres et Travaux. Paris, Steinheil,* ***1892.*** *(Enthält ein Verzeichnis der zahlreichen Arbeiten Prenant's über Spermien und Spermiogenese nebst Inhaltsangabe.)*
202b. **Prévost, J. L., et Dumas, J. A.** *Sur les animalcules spermatiques de divers animaux. Mém. de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève. T. I.* ***1821.***
202c. **Prowazek, S.** *Spermatologische Studien. Arbeiten aus dem zool. Instit. der Univ. Wien u. der zool. Station in Triest. T. XIII. Heft 2.* ***1901.***
203. **vom Rath, O.** *Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salamandra maculosa. I. u. II. Zeitschr. f. Zool. Bd. LVII. p. 97 u. 141.* ***1894.***
204. **Rawitz, B.** *Centrosoma und Attraktionssphäre der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. p. 189.* ***1895.***
205. — *Untersuchungen über Zellteilung, I. Das Verhalten der Attraktionssphäre bei der Einleitung der Teilung der Spermatocyten von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLVII.* ***1896.*** *II. Die Teilung der Hodenzellen und die Spermatogenese bei Scyllium canicula L. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIII. p. 19.* ***1899.***
206. **Regaud, Cl.** *Les glandes génitales. In „Traité d'histologie pratique" de M. le Prof. R e n a u t. Lyon. p. 1663—1782.* ***1899.***
206a. — *Notes sur la spermatogénèse des mammifères: I. Les „bouchons cellulaires" occupant la lumière des tubes séminifères; Les „segments de tubes" séminifères à épithélium disloqué et caduc. II. Les „cellules séminales abortives (et particulièrement les spermatozoides)" pendant la spermatogénèse normale. Bibliographie anatom. T. VII. p. 96.* ***1899.***
207. — *Sur la morphologie de la cellule de Sertoli et sur son rôle dans la spermatogénèse chez les mammifères. Compt. rend. de l'Assoc. des anatomistes. Sess. I. Paris. p. 21.* ***1899.***
208. — *Origine, renouvellement et structure des spermatogonies chez le rat. Verh. d. Anat. Gesellsch. 13. Versamml. in Tübingen. p. 42. Jena, Fischer,* ***1899.***
209. *Contribution à l'étude de la cellule de Sertoli et de la spermatogénèse chez les Mammifères etc. Bibliogr. anatom. T. VII. p. 39.* ***1899.***
210. — *Notes sur la spermatogénèse des Mammifères. I et II. Bibliogr. anatom. T. VII. p. 96.* ***1899.***
210a. — *Note sur le tissu conjonctif du testicule du rat. Compt. rend. Soc. Biol. LII. p. 26.* ***1900.***
211. — *Dégénérescense des cellules séminales chez les mammifères en absence de tout état pathologique. Compt. rend. Soc. Biol. 17 Mars. T. LII. p. 268.* ***1900.***
212. — *Évolution tératologique des cellules séminales chez les mammifères. Cellules géantes, naines et à noyaux multiples. Compt. rend. Soc. Biol. T. LII. p. 293. 24 Mars.* ***1900.*** *V. a. Bibliogr. anat. T. VIII. p. 24.* ***1900.***
213. — *La prétendue division directe des spermatides chez les mammifères. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. LII. p. 328. 31 Mars.* ***1900.***
214. — *Note sur certaines différenciations chromatiques observées dans le noyau des spermatocytes du rat. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. LII. p. 698. 7. Juillet.* ***1900.***

215. **Regaud, Cl.** *A propos des cellules séminales tératologiques. Bibliogr. anatom. T. VIII. p. 224.* **1900.**

216. — *Quelques détails sur la division amitotique des noyaux de Sertoli chez le rat. — Sort du nucléole. — Deux variétés d'amitose: équivalence ou non-équivalence des noyaux-fils. Verh. der Anat. Gesellsch. 14. Vers. in Pavia. p. 110.* **1900.**

216a. — *Phagocytose dans l'épithélium séminal de spermatozoides en apparence normaux. Bibliogr. anatomique. T. IX. p. 57.* **1901.**

217. — *Les phases et les stades de l'onde spermatogénétique chez les mammifères (Rat). Classification rationnelle des figures de la spermatogénèse. Compt. rend. Soc. Biol. T. LII. p. 1039. 8 Déc.* **1900.**

218. — *Direction hélicoidale du mouvement spermatogénétique dans les tubes séminifères du rat. Compt. rend. Soc. Biol. T. LII. p. 1042. 8 Déc.* **1900.**

218a. — *La sécrétion liquide de l'épithélium séminal. Compt. rend. de la Soc. de Biol. 3. Nov.* **1900.**

219. — *Variations de la sécrétion liquide de l'épithélium séminal suivant les stades de l'onde spermatogénétique. Compt. rend. Soc. Biol. T. LII. p. 1078.* **1900.**

220. — *Les phénomènes sécrétoires du testicule et la nutrition de l'épithélium séminal. Compt. rend. de la Soc. de Biol. T. LII. p. 1102. 22 Déc.* **1900.**

221. — *Pluralité des karyokinèses des spermatogonies chez les Mammifères (Rat). Compt. rend. de la Soc. de Biol. T. LIII. p. 56. 19 Janv.* **1901.**

222. — *Division directe ou bourgeonnement du noyau des spermatogonies chez le rat. Compt. rend. de la Soc. de Biol. T. LIII. p. 74. 26 Janv.* **1901.**

222[I]. — *Études sur la structure des tubes séminiferes et sur la spermatogénèse chez les mammifères. Archives d'anatomie microscopique par* R a n v i e r *et* H e n n e g u y. *T. IV.* **1901.**

222[II]. — *Variations de la chromatine nucléaire au cours de la spermatogénèse. Compt. rend. de la Soc. de Biol. T. LIII. 2 Mars.* **1901.**

222[III]. — *Sur le mode de formation des chromosomes pendant les karyokinèses des spermatogonies chez le Rat. Compt. rend. de la Soc. de Biol. 30 Avril.* **1901.**

222[IV]. — *Transformation paraépitheliale des cellules interstitielles dans les testicules d'un Chien, probablement à la suite d'une orchite ancienne. Compt. rend. de la Soc. de Biol. 20 Avril.* **1901.**

222[V]. — *Indépendance relative de la fonction sécrétoire et de la fonction spermatogène de l'épithélium séminal. Compt. rend. de la Soc. de Biol. T. LIII. 4 Mai.* **1901.**

222[VI]. — *Notes sur les cellules glandulaires de l'épididyme du rat. Compt. rend. de la Soc. de Biol. T. LIII.* **1901.**

222[VII]. — *Sur quelques particularités des noyaux de Sertoli du Cobaye. Compt. rend. de la Soc. de Biol. T. LIII.* **1901.**

222[VIII]. — *et* **Policard, A.** *Étude comparative du testicule du Porc normal, impubère et ectopique, au point de vue des cellules interstitielles. Compt. rend. de la Soc. de Biol. T. LIII. 27 Avril.* **1901.**

222[IX]. — *Observations sur les phénomènes de sécrétion de l'épithélium séminal du Moineau, signification physiologique de la sécrétion séminale en général. Rôle du syncytium nourricier (cellules de Sertoli) dans les déplacements des spermies. Bibliographie anatomique. T. X. p. 199.* **1902.**

222a. **Reichert, K. B.** *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Samenkörperchen bei den Nematoden. Müller's Arch. für Anat. u. Physiol. etc.* **1847.**

223. **Reinke, Fr.** *Beiträge zur Histologie des Menschen. I. Ueber Krystalloidbildungen in den interstitiellen Zellen des menschlichen Hodens. Arch. f. mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. XLVII. p. 34.* **1896.**

224. **Retzius, G.** *Zur Kenntnis der Spermatozoen. Biolog. Untersuch. p. 77.* **1881.**

224a. — *Artikel: „Myxinidae", p. 1195 des Sammelwerkes: „Scandinavian Fishes". Englische Ausgabe. Stockholm* **1895.**

224b. **Ribbert, H.** *Ueber die Folgen der Unterbindung des Vas deferens. Sitzungsber. der Gesellsch. zur Beförd. d. gesamten Naturw. in Marburg. Sitzg. vom 10. Novbr.* **1901.**

224c. **Richter, M.** *Der mikrochemische Nachweis des Sperma. Wiener klin. Wochenschrift. 10. Jahrg. p. 569.* **1897.**

225. **Romiti, G.** *Sulla struttura dei nemaspermi nell' uomo. Bullet. Società cult. scienz. med. di Siena. T. II.* **1884.** *S. a. Biol. Centralbl. p. 505.* **1885.**

225[I]. **Rousseau, E.** *Entretiens sur l'histologie des Insectes. Annal. de la Soc. entomolog. de Belgique. T. XLIII.* **1899.** *(Eingehende Litteratur; zusammenfassende Darstellung der Spermiologie der Insekten.)*

225a. **Sabatier, A.** *De la spermatogénèse chez lez Crustacés Décapodes. Travaux de l'Inst. de Zool. de Montpellier et de la Station maritime de Cette. Mém. No. 3. Paris, Battaille et Cie.,* **1893.**

226. **Sabatier, A.** *Sur quelques points de la spermatogénèse chez les Sélaciens. C. R. de l'Acad. des Sc. de Paris. T. CXX. p. 47 et 205.* **1895.** *S. a. Journ. of the Royal microsc. Soc. London. P. II. p. 156.* **1895.**
227. — *La spermatogénèse chez les Poissons sélaciens. Travaux de l'Inst. de Zool. de l'Université de Montpellier et de la Station maritime de Cette. Mém. No. 4. 191 pp. Paris, Battaille et Cie.,* **1896.**
227a. — *Formation du protoplasma des spermatoblastes. Assoc. franç. pour l'avancement des sciences. 22. Sess. Besançon. Procès-verbaux. p. 257.* **1893.**
228. **Sappin-Trouffy.** *De la spermatogénèse dans un testicule tuberculeux chez l'homme. Thèse de Paris.* **1899.**
229. — *Division du noyau dans la spermatogénèse chez l'Homme. Compt. rend. Acad. des Sc. Paris. T. CXXIX. p. 171.* **1899.**
230. **Sargant, E.** *The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon. II. Spermatogenesis. Ann. of Botan. Vol. XI.* **1897.**
230a. **Schaffer, J.** *Ueber Drüsen im Epithel der Vasa efferentia testis beim Menschen. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892** *und Internat. Monatsschr. für Anat. und Physiol. Bd. XIII.* **1896.**
230b. **Schaudinn.** *Untersuchungen über den Generationswechsel der Coccidien. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XIII.* **1900.**
230c. **Schlagintweit, F.** *Das Phänomen der „schwimmenden Tropfen" (Les gouttes flottantes). Centralbl. für die Krankheiten der Harn- und Sexualorgane. Bd. XII. Heft 4.*
231. **Schoenfeld, H.** *La spermatogénèse chez le taureau. Communication préliminaire. Bibliogr. anat. T. VIII. p. 74.* **1900.** *Ausführliche Mitt. I. Arch. de Biologie. T. XVIII. p. 1.* **1901.**
232. **Schreiner, Ph.** *Ueber eine neue organische Basis in tierischen Organismen. Anz. der Chemie u. Pharmacie. Bd. CXCIV. p. 68.* **1878.**
233. **Schweigger-Seidel.** *Ueber die Samenkörperchen und ihre Entstehung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I. p. 2.* **1865.**
234. **Semper, P.** *Ueber Ei- und Samenbildung bei Branchiobdella. Arb. aus dem zool.-zoot. Instit. Würzburg. Bd. VII. p. 310.* **1885.**
235. **Sénat, L.** *Contribution à l'étude du tissu conjonctif du testicule. Thèse de Lyon. 73 pp.* **1900.**
236. **Sertoli.** *Dell' esistenza di particulari cellule ramificate nei canalicoli seminiferi dell' testicolo umano. Il Morgagni. p. 31.* **1865.**
236a. — *Osservazioni sulla struttura dei canalicoli seminiferi. I. Gazzetta med. ital.* **1871.** *II. Ibidem* **1875.**
237. — *Sulla struttura dei canalicoli seminiferi dei testicoli studiata in rapporto allo sviluppo dei nemaspermi. I. Struttura dei canalicoli seminiferi e sviluppo dei nemaspermi del Ratto. Torino* **1878.** *(Arch. per le sc. med. II. p. 107 e 267.)*
238. **Simonowitsch, J. J.** *Ueber pathol.-anatom. Veränderungen der Samendrüsen von Tieren bei völliger oder teilweiser Nahrungsentziehung und bei erneuter Fütterung nach völliger Entziehung. Inaug.-Diss. St. Petersburg.* **1896.** *(Russisch.)*
238a. **Siebold, C. Th. v.** *Ueber undulierende Membranen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. II.* **1850.**
238b. **Spallanzani, Lazzaro S.** *Opuscoli di fisica animale e vegetabile. 2 voll. Modena* **1776.** *Französisch von Senebier: Opuscules de physique animale et végétale. 2 vol. Genève* **1777.** *Ferner: Dissertazioni di fisica animale e vegetabile. 2 voll. Modena* **1780.**
238c. **Spangaro, S.** *Ueber die histologischen Veränderungen des Hodens, Nebenhodens und Samenleiters von Geburt an bis zum Greisenalter mit besonderer Berücksichtigung der Hodenatrophie, des elastischen Gewebes und des Vorkommens von Krystallen im Hoden. Anatomische Hefte, herausgeg. von Fr. Merkel u. R. Bonnet. Abt. I (Arbeiten). H. 60 (Bd. XVIII, 3) p. 593.* **1902.** *S. a. Arch. ital. de Biol. T. XXXVI. p. 429.* **1901.**
239. **Steinach, E.** *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der accessorischen Geschlechtsdrüsen. Pflüger's Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. LVI. p. 304.* **1894.**
239I. **Stephan, P.** *Sur la structure histologique du testicule du Mulet. Compt. rend. de l'Associat. des Anatomistes. Quatr. Session (Montpellier 1902). Nancy* **1902.**
239a. **Stieda, L.** *Ueber den Bau des Menschenhodens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. p. 17.* **1877.**
239b. — *Zur Naturgeschichte der mexikanischen Kiemenmolche. Die Fortpflanzung. Sitzungsber. der Naturf. Gesellsch. zu Dorpat. Bd. IV.* **1875.**
240. — *Die Leydig'sche Zwischensubstanz des Hodens. Eine histor. Notiz. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLVIII. p. 692.* **1897.**

241. **Stricht, O. van der.** *La signification des cellules épithéliales de l'épididyme de Lacerta vivipara. C. R. de la Soc. de Biol. Paris. Sér. 9. T. V. No. 28. p. 799.* ***1893.***

241a. **Strassmann, P.** *In der Diskussion zu einem Vortrage Jaquet's. Zeitschr. für Geburtshülfe und Gynäkologie. Bd. XLVII. Heft 1. (Hierin auch manche bemerkenswerte Angaben von anderen: Olshausen, Kossmann, Mackenrodt u. a. über das Eindringen der Spermien in die weibl. Geschlechtsorgane.)*

242. **Studnicka.** *Ueber Flimmer- und Cuticulazellen. Sitzungsber. d. Kgl. Böhmischen Ges. d. Wiss.* ***1899.***

243. **Suzuki, B.** *Notiz über die Entstehung des Mittelstückes der Samenfäden von Selachiern. Anat. Anz. Bd. XV. p. 125.* ***1898.***

244. **Tellyesniczky, K.** *Ueber die Sertoli'schen Zellen und Ebner'schen Spermatoblasten. Verhandl. der anat. Ges. 8. Versamml. in Strassburg. p. 232.* ***1894.***

245. — *Ueber die Entwicklung der Samenfäden. Mathem.-natw. Berichte aus Ungarn. Bd. XII. p. 383.* ***1895.***

246. — *Bemerkungen zu von Bardeleben's neuer Theorie der Samenfädenentwicklung. Intern. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. XIV. p. 38.* ***1897.***

247. — *Ueber den Bau des Eidechsenhodens. Mathem. u. naturw. Berichte aus Ungarn. Bd. XIII. p. 303.* ***1897.***

248. **Thomson, J. Arth.** *Spermatogenesis. Zoological Record. Vol. V. p. 21.* ***1891: 1892.***

248I. **Tourneux.** *Des cellules interstitielles du testicule. Thèse de Paris.* ***1879.*** *V. a. Journ. de l'anat. et de la physiol. T. XV.* ***1879.***

248II. — *et* **Herrmann.** *Article „Testicule". Diction. encyclop. des Sc. méd. (Dechambre).* ***1886.***

248a. **Valentin, G.** *Histologische und physiolog. Studien III. Zeitschr. ration. Medizin. Bd. XVIII.* ***1863.*** *(Fehlt bei Minot.)*

249. **la Valette St. George, A. v.** *Spermatologische Beiträge. I. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. p. 581.* ***1885.*** *(Bombinator.) III. Ebend. Bd. XXVII.* ***1886.*** *(Anura.) Bd. XXVIII, XXX u. XXXIX.*

250. — *Die Spermatogenese bei den Säugetieren und dem Menschen. Univers.-Progr. Bonn* ***1898.*** *S. a. Arch. f. mikr. Anat. Bd. I, III, X, XII, XV (besonders wichtig).* ***1865—1878.***

250a. — *De spermatosomatum evolutione in Plagiostomis. Bonnae* ***1878.***

250b. — *Artikel „Hoden" in Stricker's Handbuch der Gewebelehre. Leipzig* ***1870.***

251. **Vertun, M.** *Ueber Spermatocelen-Flüssigkeit, zugleich ein Beitrag zur Chemie des Samens. Centralbl. f. d. med. Wissensch. No. 31.* ***1899.***

252. — *Wesen und Bedeutung der Florence'schen Reaktion. Centralbl. f. d. Krankheiten der Harn- und Geschlechtsorgane. Bd. XI. 13. Jan.* ***1900.***

253. **Variot** *et* **Bezançon.** *Indépendance de la spermatogénèse et de la sécrétion testiculaire proprement dite. Bull. de la Société d'anthropol. de Paris. Sér. 4. T. III. p. 282.* ***1892.*** *V. a. Gazette méd. de Paris. Année 63. No. 20. p. 229.* ***1892.***

253a. **Varaglia, S.** *Sulla struttura della parete propria dei canalicoli retti nel testicolo dell'uomo. Giorn. R. Accad. med. Torino. Anno 63. p. 158.* ***1900.***

253b. — *e* **Toscani, E.** *Sulla struttura della parete propria dei canalicoli contorti dell' uomo. Ibid. p. 55.* ***1900.***

254. **Vialleton, L.** *La spermatogénèse chez les mammifères et chez l'homme. Lyon médical. p. 383.* ***1892.***

254a. **Verson, E.** *Sull' ufficio della cellula gigante nei follicoli testicolari degli insetti. Annuario d. R. Stazione bacologica di Padova. Vol. XXVII.* ***1899.*** *V. a. Arch. ital. de Biologie. T. XXXII. p. 326.* ***1899.***

255. **Wagner, R.,** *and* **Leuckart, R.** *Art. „Semen" in Todd's Cyclopaedia. T. IV. p. 472.* ***1848.***

255a. — *Fragmente zur Physiologie der Zeugung, vorzüglich zur mikroskopischen Analyse des Spermas. Abhandl. d. Königl. Bayerischen Akad. d. Wissenschaften. Bd. II. p. 388.* ***1837.***

256. **Waldeyer, W.** *Bau und Entwickelung der Samenfäden. Referat. Anat. Anz. 2. Jahrg. No. 12.* ***1887.***

257. **Walker, Geo.** *Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Prostata nebst Bemerkungen über den Vorgang der Ejakulation. Arch. für Anat. u. Phys. Anat. Abt. p. 313.* ***1899.*** *(Mit Litt.)*

257a. — *An experimental study concerning the relation which the Prostate glands bears to the fecundative power of the spermatic fluid. Bulletin of the John Hopkins Hospital. No. 120.* ***1901.***

257aI. **Wasielewski, v., und Senn.** *Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenblutes. Zeitschr. f. Hygiene und Infektionskrankheiten, herausg. von R. Koch und Flügge. Bd. XXXIII. p. 444.* **1900.**

257aa. **Watasé.** *The origin of the Sertoli's cell. American Naturalist. Vol. XXVI. p. 442. Ferner: On the significance of Spermatogenesis. Ibid. p. 624.*

257aII. **Webber, Herbert, J.** *Notes on the fecundation of Zamia and the Pollen Tube Apparatus of Ginkgo. Botanical Gazette. Vol. XXIV. No. 4. Oct. 1897. Chicago* **1897.**

257b. **Whitman, C. O.** *Spermatophores as a means of hypodermic impregnation. Journ. of Morphology. Vol. IV. p. 361.* **1891.**

258. **Whitney, W. F.** *The identification of seminal stains. Boston med. surg. Journ. Vol. CXXXVI. p. 324.* **1897.**

259. — *Cholin, the active principle in Florence's test for semen. Boston med. surg. Journ. Vol. CXXXVIII. p. 397.* **1898.**

260. **Wiedersperg, G. v.** *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. p. 113.* **1885.**

261. **Wilcox, E. V.** *Human Spermatogenesis. Anat. Anz. Bd. XVII. p. 316.* **1900.**

261a. — *Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum and Cicada tibicen. Bull. Museum Comp. Zool. Harvard College. Vol. XXVII. p. 1* **1895** *and Vol. XXIX. p. 193.* **1896.**

262. **Winkler, H.** *Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. Nachr. d. K. Gesellsch. d. W. in Göttingen. Math.-phys. Kl. p. 187.* **1900.**

263. **Zacharias, E.** *Ueber Nachweis und Vorkommen von Nuclein. Ber. d. Deutschen botan. Ges. Bd. XIV* **(1897)** *und Bd. XVI. p. 185.* **1898.** *(Mikrochem. Nachweis bei Sperma von Lachs, Triton und Eiern von Rana.)*

264. — *Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spermatozoiden. Bot. Ztg. Bd. LVII. II. Abt. p. 1.* **1899.**

265. — *Ueber Sexualzellen und Befruchtung. Verhandl. des Naturw. Vereins in Hamburg.* **1901.**

265a. — *Beiträge zur Kenntnis der Sexualzellen. Berichte der Deutsch. botan. Gesellschaft. Bd. XIX. p. 377.* **1901.**

265b. **Zacharias, O.** *Spermatozoen von Polyphemus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI.* **1885.**

265c. **Zeller.** *Ueber die Befruchtung der Urodelen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIX. p. 597 u. 741.* **1890.** *(Fehlt bei Minot.)*

266. **Zimmermann, K. W.** *Demonstration von Präparaten auf der Versammlung der Anatom. Gesellsch. zu Straßburg Els. p. 245. (No. 10) Jena, Fischer,* **1894.** *(Centrosom.)*

267. — *Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LII.* **1898.** *(Centrosom.)*

B. Ova.

268. **Alcock, A.** *On a new species of Viviparous Fish of the Family Ophidiiae. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. XVI. p. 144.* **1895.**

269. **Allessandrini, G.** *Contribuzione alla conoscenza dello sviluppo dell' ovario nel periodo dell' infanzia. Policlinico Roma. Anno 1. p. 392.* **1893/94.**

270. **Amann, J. A.** *Ueber Bildung von Ureiern und primärfollikelähnlicher Gebilde im senilen Ovarium. Festschr. für C. v. Kupffer. p. 717. Jena, Fischer,* **1899.** *S. a. Verhdl. d. Ges. deutscher Naturf. und Aerzte in München. 71. Vers. Bd. II.* **1899.**

271. **Arnold, A. T.** *Beiträge zur Kenntnis des Reptilien-Ovariums. (Erlanger Inaug.-Diss. 8°. 39 pp.) Waldshut* **1892.**

271a. **Baedeker.** *Die Eier der europäischen Vögel. Fol. Leipzig* **1863.**

272. **Baer, K. E. v.** *De ovi mammalium et hominis genesi epistola. Lipsiae, sumptibus Leopoldi Vossii,* **1827.** *4. S. a. Heusinger's Zeitschr. f. organische Physik.* **1827.**

273. — *Ueber Entwickelungsgeschichte der Tiere etc. Königsberg i. Pr. I. T.* **1828** *bis* **1834.** *II. T.* **1837.**

273a. **Balbiani, E.** *Sur la cellule embryogène de l'œuf des poissons osseux. Compt. rend. Acad. d. Sc. p. 1373.* **1873.** *V. a. Bull. de la Soc. de Méd. de Gand.* **1873.**

273b. — *Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. Zool. Anz. No. 155, 156.* **1883.** *(273a und b fehlen bei Minot.)*

274. — *Centrosome et Dotterkern. Journ. de l'anat. et de la physiol. T. XXIX. p. 145.* **1893.**

274a. **Bambeke, Ch. Van.** *Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. I et II. Arch. de Biologie. T. I. p. 305.* ***1880.***
275. — *Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf. II. Élimination d'éléments nucléaires dans l'œuf ovarien de Scorpaena scrofa. Bull. de l'Acad. R. des scienc. de Belgique. Sér. 3. T. XXV. p. 323. V. a. Journ. of the Royal micr. Soc. P. V. p. 609.* ***1893.***
276. — *L'oocyte de Pholcus phalangioides Fuessl. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. 11. Ver. Gent 1897. Jena, Fischer,* ***1897.***
277. — *Contribution à l'histoire de la constitution de l'œuf. Arch. de Biologie. T. XV.* ***1898.***
277a. — *Cristalloides dans l'oocyte de Pholcus phalangoides Fuessl. Arch. d'Anatomie microsc. T. II. p. 65.* ***1898.*** [1])
280. **Barberio, M.** *Il centrosoma nelle uova primordiali della coniglia. Ann. di Ostetr. e Ginecolog. Anno 21. p. 777.* ***1899.***
280a. **Barfurth.** *Biologische Untersuchungen über die Bachforelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVII. p. 128.* ***1886.*** *(Fehlt bei Minot.)*
280b. — *Versuche über die parthenogenetische Furchung des Hühnereies. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. II. p. 303.* ***1895.***
281. **Bartels, M.** *Hühnerei mit zwei Dottern. Sitzungsb. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. p. 143.* ***1895.***
281a. **Bataillon, E.** *Sur l'évolution des œufs immaturés de Rana fusca. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. CXXXII. p. 1134.* ***1901.***
281b. — *Études expérimentales sur l'évolution des Amphibiens: les degrès de maturation de l'œuf et la morphogénèse. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen. Bd. XII.* ***1901.***
282. **Battersby, J.** *Crocodile's egg with solid Shell. Nature. Vol. XLVIII. p. 248.* ***1893.***
283. **Bauer, R. W.** *Ueber das Doppelei eines Haushuhns. Biol. Centralbl. Bd. XVIII. p. 304.* ***1898.***
284. — *Ueber das Verhältnis von Eiweifs zu Dotter und Schale in den Vogeleiern. Biol. Centralbl. Bd. XIX. p. 320.* ***1899.***
285. **Behrens, G.** *Die Reifung und Befruchtung des Forelleneies. Anatom. Hefte. No. 32. p. 227. S. a. Inaugural-Dissert. Würzburg.* ***1898.***
286. **Belloy, G.** *Recherches sur l'origine des corps jaunes de l'ovaire chez le rat et le cochon d'Inde. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes. 1. Sess. Paris 1899. Bibliogr. anat. Supplément.* ***1899.***
287. **Beneden, E. Van.** *Recherches sur la composition et la signification de l'œuf basées sur l'étude de son mode de formation et des premiers phénomènes embryonnaires. Mém. couron. Acad. Belg. T. XXXIV.* ***1870.***
288. — *Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Arch. de Biol. T. I.* ***1880.***
288a. — et **Neyt, A.** *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bruxelles* ***1887.***
289. **Bernhardt.** *Symbolae ad ovi avium historiam ante praegnationem. Diss. inaug. Vratislaviae* ***1834.***
290. **Bischoff, Th. W.** *Ueber die Bildung des Säugetiereies und seine Stellung in der Zellenlehre. Sitzungsber. der K. Bayr. Akad. d. Wiss. Bd. I. p. 242.* ***1863.***
291. **Bisogni.** *Intorno alla struttura del guscio delle uova dei Viperidae. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XIII. p. 173.* ***1896.***
292. **Blanc, H.** *Recherches sur la maturation et la fécondation de l'œuf de la truite des lacs. C. rend. des travaux présentés à la 78. Session de la Soc. helvétique des Sc. nat. réunie à Fribourg. p. 54.* ***1891.*** *V. a. Bull. de la Soc. vaudoise des Sc. nat. Sér. 3. Vol. XXII. p. 272.* ***1892.*** *Ferner „Zoologische Abhandlungen", A. Weismann, Festschrift. Ber. der Naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. Bd. VIII.* ***1894.***
293. **Blanc, L.** *Un cas d'ovule à deux noyaux chez un mammifère. Compt. rend. hebdom. de la Soc. de Biolog. p. 563.* ***1892.***
294. — *Sur un ovule à deux noyaux observé dans l'ovaire de Mus decumanus. Ann. de la Soc. Linnéenne de Lyon. p. 73. Année* ***1892.***
294a. **Blasius, R.** *Ueber die Bildung, Struktur und systematische Bedeutung der Eischale der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII. p. 480.* ***1867.***
295. **Böhm, A.** *Die Befruchtung des Forelleneies. Sitzungsber. der Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München.* ***1891.*** *(Mikropyle.)*
295a. **Bondzýnski** und **Zoja.** *Ueber die fraktionierte Krystallisation des Eieralbumins. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. XIX. p. 11.* ***1894.***

---

1) Die Nummern 278 und 279 sind versehentlich ausgefallen. W.

296. **Bonnet, R.** *Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anat. Hefte. I. 28.—30. Hft. p. 420.* ***1897.***
296a. **Born, G.** *Biologische Untersuchungen. I. Ueber den Einfluſs der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. p. 475.* ***1885.***
297. — *Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLIII. p. 1.* ***1894.***
298. — *Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei Triton taeniatus. Anat. Anz. p. 772 u. 803.* ***1892.***
298a. **Born, L.** *Ueber die Entwickelung des Eierstockes des Pferdes. Arch. f. Anat. und Physiol. (His-Braune, du Bois-Reymond). p. 118.* ***1874.*** *(Fehlt bei Minot.)*
299. **Bossi, M. L.** *A proposito dei rapporti fra ovulazione e mestruazione. Corriere sanit. Anno 8.* ***1897.***
299a. **Bouin, M. et P.** *Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans l'oocyte d'Asterina gibbosa Forb. Bibliogr. anat. No. 2.* ***1898.***
300. **Bouin, P.** *Atrésie des follicules de de Graaf et formation des faux corps jaunes. Note préliminaire. Bibliogr. anat. T. VII. p. 296.* ***1899.***
301. — *Ébauche génitale primordiale chez Rana temporaria L. Bibliogr. anat. T. VIII. p. 53.* ***1900.***
302. — *Histogenèse de la glande génitale femelle chez Rana temporaria. Arch. de Biol. T. XVII. p. 201.* ***1900.*** [1])
304. — *Expulsion d'ovules primordiaux chez les têtards de grenouille rousse. Bibliogr. anat. T. VIII. p. 53.* ***1900.***
305. **Bouin, P. et M.** *A propos du follicule de de Graaf des mammifères. — Follicules polyovulaires. Mitoses de maturation prématurées. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. LII. p. 17.* ***1900.***
306. **Boveri, Th.** *Artikel „Befruchtung" in Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch. von Merkel und Bonnet. Bd. I. p. 386.* ***1891.***
306a. — *Ueber die Polarität des Seeigel-Eies. Verhandl. Phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. N. F. Bd. XXXIV. p. 145.* ***1901.*** *S. a. Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb. Bd. XIV.* ***1901.***
306b. **Branca, A.** *Note sur l'ovaire ectopique. Compt. rend. de l'Assoc. des Anatomistes. (3. Sess. Lyon 1901). p. 253. Nancy* ***1901.***
307. **Boyer, E. R.** *Examination of Teleostean Ova. Bull. of the Museum of Compar. Zool. Vol. XXIII. p. 93.* ***1892.***
307a. **Brandes, G. und Schönichen, W.** *Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier. Abhandl. d. Naturf. Ges. zu Halle. Bd. XXII.* ***1901.***
307b. **Brauer, A.** *Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. p. 162.* ***1894.***
308. — *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. X. p. 389.* ***1897.***
309. — *Ein neuer Fall von Brutpflege bei Fröschen. Zool. Jahrb. Syst. Abt. Bd. XII. p. 89.* ***1898.***
310. **Braus, H.** *Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies mit einem Anhange über Amitose und Polyspermie. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIX. S. 443.* ***1895.***
311. **Britcher, Horace W.** *An occurrence of Albino Eggs of the Spotted Salamander, Amblystoma punctatum L. Transact. Amer. Microsc. Soc. Vol. XX. p. 69.* ***1899.***
312. **Budgett.** *Notes on the Batrachians of the Paraguayan Chaco etc., especially with regard to Phyllomedusa hypochondrialis Cope. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLII. p. 305.* ***1899.*** *(Eier.)*
313. **Bühler, A.** *Beiträge zur Kenntnis der Eibildung beim Kaninchen und der Markstränge des Eierstockes beim Fuchs und Menschen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVIII. p. 314.* ***1894.***
313a. — *Rückbildung der Eifollikel bei Wirbeltieren. I. Fische. Morphol. Jahrb. Bd. XXX. p. 377.* ***1902.***
314. **Bühler.** *Entwicklungsstadien menschlicher Corpora lutea. Verhandl. der Anat. Ges. 14. Vers. in Pavia. p. 150.* ***1900.***
315. **Bunge, G.** *Ueber die Assimilation des Eisens. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. IX.* ***1885.***
315a. **Bütschli, O.** *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle. Abhandl. der Senckenbergischen Naturf. Ges. zu Frankfurt a. M. Bd. X.* ***1876.***
315b. — *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig* ***1892.***
316. **Brunn, A. v.** *Die Rückbildung nicht ausgestoſsener Eierstockseier bei Vögeln.*

1) Nummer 303 ist versehentlich ausgefallen. W.

Beiträge zur Anatomie und Physiologie. Festgabe an J. Henle. Bonn, Fr. Cohen, ***1882.*** *(Fehlt im Litt.-Verz. bei Minot.) S. a. Göttinger gelehrte Anzeigen. p. 155.* ***1880.***

316a. **Cadiat, O.** *De la formation des ovules et de l'ovaire chez les mammifères. Compt. rend. de l'Ac. d. Sc. Paris. T. XCI.* ***1880.*** *(Fehlt bei Minot.)*

317. **Calderwood, W. L.** *Contribution to the Knowledge of the Ovary and intraovarian Egg in Teleosteans. Journ. of the Marine biol. Assoc. of the Unit. Kingdom. New Ser. Vol. V.* ***1892.***

318. **Caldwell, W. H.** *Letter to the editor of the „Sidney Herald" newspaper. Written in Camp, Burnett River, Queensland. Abgedruckt bei Owen. (No. 508.)*

319. — *The Embryology of Monotremata and Marsupialia. P. I. Philos. Transact. Royal Soc. London. for the year 1887. Vol. CLXXVIII. p. 463. 3 T. S. a. Proceed. Royal Soc. Vol. XLII.* ***1887.***

320. **Carlier, E. W.** *Note on the ovarian ova of the hedgehog. The Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXIII. p. 304.* ***1899.***

321. **Carnoy, J. B., et Lebrun, H.** *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. I. La Cellule. T. XII. p. 192.* ***1897.***

322. — — *La cytodiérèse de l'œuf, etc. II. Les Urodèles, Axolotl et Tritons. La Cellule. T. XIV. p. 111.* ***1898.***

323. — — *La cytodiérèse de l'œuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. III. La Cellule. T. XVI. p. 299.* ***1899*** *et (IV. mém.) T. XVII. p. 199.* ***1900.***

323a. **Carus, J. V.** *Ueber die Entwicklung des Spinneneies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. II. p. 97.* ***1850.*** *(Fehlt bei Minot.)*

324. **Chiarugi, G.** *Sull' involucro delle uova di Salamandrina perspicillata. Lo Sperimentale. Anno LIII. p. 61.* ***1899.***

325. **Child, C. M.** *Centrosôme and Sphere in the Ovarian Stroma of Mammals. (Zool. Club Univers. Chicago.) Science N. S. Vol. V. p. 231.* ***1897.***

326. **Chobaut, A.** *Un oeuf de Poule monstrueux. Feuille des jeun. Natural. Année 27. p. 215.* ***1898.***

326a. **Chun, K.** *Bemerkungen über den Aufsatz von Driesch und Morgan: Von der Entwickelung einzelner Ctenophorenblastomeren. Arch. f. Entw.-Mechan. Bd. II.* ***1895.***

327. **Clark, J. G.** *Ursprung, Wachstum und Ende des Corpus luteum nach Beobachtungen am Ovarium des Schweines und des Menschen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. p. 95.* ***1898.***

328. **Clarke, Sam. Fess.,** *The habits and embryology of the American Alligator. Journ. of Morph. Vol. V. p. 181.* ***1891.***

328a. **Clerc, L.** *Scissioni dirette e follicoli pluriovulari nel parenchima ovarico. Giornale d. R. Accad. di Med. di Torino. Anno 64. p. 177.* ***1901.***

329. **Coe, H. C.** *Internal Migration of the Ovum with Report of a Case of repeated ectopic Gestation possibly supporting the Theory. Americ. Journ. of Obstetr. Vol. XXVII. p. 855.* ***1893.***

330. — *Internal Migration of the Ovum. Transact. of Americ. Gynecol. Soc. of Philadelphia. Vol. XVIII. p. 268.* ***1893.***

331. **Collin, A.** *Ein merkwürdiger Einschlufs im Hühnerei. Ornithologische Monatsschrift. Jahrg. 2. p. 3.* ***1894.***

331a. **Conklin, Edwin G.** *The individuality of the germ nuclei during the cleavaye of the egg of Crepidula. Biol. Bull. Vol. V. 2. Boston* ***1901.***

332. **Cornil.** *Note sur l'histologie des corps jaunes de la femme. Ann. de Gynécologie et d'Obstétr. Année 26. T. LII. p. 373.* ***1899.*** *V. a. Bull. et Mém. de la Soc. anatom. de Paris. Année 74. Sér. 6. T. I. p. 653.* ***1899.***

333. **Cosentino, G.** *Sulla questione dello sviluppo e della maturazione del follicolo di Graaf durante la gravidanza. Arch. di Ostetric. e Ginecol. Anno 4. p. 1.* ***1897.***

333a. **Coste.** *Recherches sur la génération des Mammifères. Paris* ***1834.*** *(Fehlt bei Minot.) — Embryogénie comparée. Paris* ***1837.*** *— Études ovologiques. Annal. franç. et étrang. d'anat. et de physiol. T. II. p. 324.* ***1838.*** *— Histoire générale et particul. du développement. Paris* ***1847.***

333b. **Cramer, H.** *Bemerkungen über das Zellenleben in der Entwickelung des Froscheies. Arch. f. Anat. u. Phys. p. 20.* ***1848.***

333c. **Crampton, H. E.** *Experimental Studies on Gasteropod Development. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. III. p. 1.* ***1896.***

333d. — *Studies upon the early history of the Ascidian egg. Journ. of Morphology. Vol. XV. Supplement. p. 29.* ***1899.***

334. **Crety, C.** *Sulla presenza di papille vascolari nel disco proligero dei follicoli ovarici della Capra. Atti della R. Accad. dei Lincei. Ser. V. Classe di Sc. fis., matem. e nat. Sem. I. p. 402.* ***1892.***

335. **Crety, C.** *Sulla degenerazione fisiologica primitiva del vitello delle ova dei mammiferi. Ricerche fatte nel labor. di anat. normale della R. Univers. di Roma ed in altri labor. biolog. Vol. III. Fasc. 2. p 173.* **1893.**
336. — *Contribuzione alla conoscenza dell' ovario dei Chirotteri. Ricerche fatte nel labor. di anat. norm. di Roma ed in altri laboratori biolog. Vol. III. p. 221 e 237.* **1894.**
337. **Cunningham, J. T.** *The ovaries of Fishes. Journ. of Marine Biol. Assoc. New Ser. Vol. III. p. 154.* **1894.**
338. — *Experiments and Observations made at the Plymouth Laboratory. 2. The Development of the Eggs in Flat Fishes and Pipe Fishes. Journ. Marine Biol. Assoc. London. Vol. III. p. 258.* **1895.**
339. — *On the histology of the Ovary and of the ovarian Ova in certain. Marine Fishes. Quarterly Journ. microsc. Science. Vol. XL. p. 101.* **1898.**
339a. **Czermak, N.** *Die Mitochondrien des Forelleneies. Anat. Anz. Bd. XX. p. 158.* **1901.**
340. **Dean, Bashf.** *The early Development of Amia. Quart. Journ. micr. Science (Vol. XXXVIII.) p. 413.* **1896.**
341. — *and* **Sumner.** *Notes on the Spawning Habits of the Brook Lampreg (Petromyzon wilderi). Trans. New York Acad. Sc. Vol. XVI. p. 321.* **1897.**
341a. — *The early development of Garpike and Sturgeon. Journ. of Morphol. Vol. XI. p. 1.* **1895.**
342. — *a) On the Development of the Californian Hag-fish, Bdellostoma Stouti Lockington (Preliminary note). Quart. Journ. micr. Sc. New Ser. Vol. XL. p. 269.* **1897.** *S. a. b) Festschrift für v. Kupffer. p. 221.* **1899.**
342I. — *The Egg of the Hag-fish, Myxine glutinosa Linn. Mem. Acad. Sc. New York. 24 pp.* **1900.**
342a. **Delage, Yves.** *Études expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogénèse artificielle chez les échinodermes. Arch. de Zool. expérim. Sér. 3. T. IX. p. 285.* **1901.** *V. a. C. R. Acad. des Sc. Paris. T. CXXXIII. p. 346.* **1901.**
343. **Dendy, A.** *Outlines of the Development of the Tuatara, Sphenodon (Hatteria) punctatum. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLII. p. 1.* **1899.**
343a. **Des Murs, O.** *Traité général d'oologie ornithologique au point de vue de la classification. Paris* **1860.**
344. **Diehl, O.** *Ueber den Eintritt der Salicylsäure in das Ei. Inaug.-Diss. Marburg.* **1892.**
345. **Dillner, Hj.** *Om globulinerne i Hönsägghvitan. (Ueber Globuline im Hühnereiweiß.) Upsala Läkareförenings Förhandlingar. Bd. XX.* **1885.**
345a. **Dixon, H. H.** *Die Lebensfähigkeit der Samen. Naturw. Rundschau. 16. Jahrg. No. 44.* **1901.** *(Ref. aus „Nature". p. 256.* **1901.***)*
346. **Doering, H.** *Beitrag zur Streitfrage über die Bildung des Corpus luteum. Anat. Anz. Bd. XVI. p. 299. S. a. Dissert. inaug. Königsberg Pr.* **1899.**
347. **Doflein, Fr.** *Bericht über eine wissenschaftliche Reise nach Kalifornien. Mitteilungen über die Erlangung von Eiern und Embryonen von Bdellostoma. Sitzgsb. der Ges. f. Morph. u. Physiol. München. Bd. XIV. p. 105.* **1899.**
348. — *Ueber die Eibildung und Eiablage von Bdellostoma stouti Lock. Festschrift f. Karl v. Kupffer. p. 339. Jena, Fischer,* **1899.** *S. a. Verhdl. d. Deutschen Zool. Gesellsch. 9. Vers.* **1899.**
348a. — *Die Eibildung bei Tubularia. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII.* **1896.**
349. **Driesch, H.** *Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. p. 75.* **1896.**
349a. — *Resultate und Probleme der Entwickelungsphysiologie der Tiere. In: Merkel und Bonnet, „Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte". Bd. VIII. p. 697—846.* **1898.**
349b. — *und* **Morgan, T. H.** *Zur Analysis der ersten Entwickelungsstadien des Ctenophoreneies. I. u. II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II.* **1895.**
349c. — *Bemerkungen zu den von T. H. Morgan und mir angestellten Untersuchungen an Ctenophoreneiern und ihre Kritik. Zool. Anz. Bd. XIX.* **1896.**
349d. — *Die organischen Regulationen. Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens. 228 pp. Leipzig, Engelmann,* **1901.**
350. **Ebner, V. v.** *Ueber das Verhalten der Zona pellucida zum Ei. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 55.* **1900.**
351. — *Ueber Eiweißkrystalle in den Eiern des Rehes. Wiener akadem. Anzeiger vom 10. Januar* **1901.**
351a. **Edwards, C. L.** *The physiological zero and the index of development for the egg of the domestic fowl, Gallus domesticus. American Journal of Physiol. Vol. VI. p. 351.* **1902.**

352. **Ehrenbaum, E.** *Eier und Larven von Fischen der Deutschen Bucht. In: Wissensch. Meeres-Unt. der Kommiss. f. wiss. Unters. d. deutschen Meere. Kiel. Bd. II. p. 253.* ***1897.***
353. **Eismond, J.** *Zur Vielkernigkeit der Eizellen. Protokolle und Arbeiten der Warschauer Naturforscher-Gesellsch. Warschau* ***1898.*** *(Russisch.) Citiert nach den Referaten von Ziegenhagen und Hoyer in Schwalbe's Jahresber. f.* ***1898.*** *IV. 3. p. 310.*
354. — *Sur l'état plurinucléaire des cellules en général et des cellules-œufs en particulier. Bibliogr. anatom. T. VI. p. 307.* ***1898 (1899).***
354a. — *Beiträge zur Kenntnis der Attraktionssphären und der Centrosomen. Anat. Anz. Bd. X.* ***1895.***
355. **Ellermann, V.** *Ueber die Schleimsekretion im Eileiter der Amphibien. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 182.* ***1900.***
355a. **Emanuel, R.** *Ueber maligne Ovarialtumoren mit Bildung von Primordialeiern. Zeitsch. f. Geburtsh. u. Gynäkologie. Bd. XXVII.*
355b. **Ernst, A.** *Chromosomenreduktion, Entwickelung des Embryosackes und Befruchtung bei Paris quadrifolia L. und Trillium grandiflorum Salisb. Flora, oder Allg. botan. Zeitung. Bd. XCI. Ergänzungsband zum Jahrg.* ***1902.*** *p. 1.*
356. **Eternod, A. C. F.** *Contribution à la classification embryologique des œufs. Bibliogr. anat. T. VIII. p. 231.* ***1900.*** *V. a. Compt. rend. 13. Congrès int. de Méd. Paris. Section Histol. et Embryol. p. 130.* ***1900.***
357. **Eycleshymer, A. C.** *The cleavage of the egg of Lepidosteus osseus. Anat. Anz. Bd. XVI. p. 529.* ***1899.***
357a. — *The early development of Amblystoma with observations on some other vertebrates. Journ. of Morphol. Vol. X. p. 343.* ***1895.***
358. **Fabre-Domergue** et **Biétrix, E.** *Sur les œufs et les alévins de la sardine dans les eaux de Concarneau. Compt. rend. de la Soc. de Biol. p. 551.* ***1896.***
359. — *Recherches biologiques applicables à la pisciculture maritime sur les œufs et les larves des poissons de mer et sur le Turbot. Ann. des Sc. nat. Zool. T. IV. p. 151.* ***1897.***
360. **Facciola, L.** *Sulle uova del Conger vulgaris. Riv. Ital. di Sc. nat. Anno XVII. p. 92. Siena* ***1897.***
361. **Falcone, C.** *Sui fenomeni di neoformazione ovarica e folliculare nell'ovaia adulta. Monit. zool. ital. Anno X. Suppl. p. XXIII. 10 Novbr.* ***1899.***
362. **Féré, Ch.** *Note sur le poids de l'œuf de Poule et sur ses variations dans les pontes successives. Journ. Anat. et Phys. 34. Année. p. 123.* ***1898.***
363. **Fick, R.** *Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Z. f. wiss. Zool. Bd. LVI. p. 529.* ***1893.***
364. — *Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. in Tübingen. p. 68. Jena, Fischer,* ***1899.***
364a. **Fischel, A.** *Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. I. u. II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VI u. VII.* ***1897. 1898.***
365. **Fischer, E.** *Beiträge zur Anatomie der weiblichen Urogenitalorgane des Orang-Utang. Morphol. Arbeiten, herausg. von G. Schwalbe. Bd. VIII. p. 153.* ***1899.***
366. **Flemming, W.** *Zur Kenntnis des Ovarialeies. Festschr. f. K. v. Kupffer. p. 321. Jena* ***1899.***
366a. — *Ueber Unsichtbarkeit lebendiger Kernstrukturen. Anat. Anz. Bd. VII. p. 758.* ***1892.***
367. **Floderus, M.** *Ueber amitotische Kernteilung am Keimbläschen des Igeleies. Kgl. Svenska Vetensk.-Akad. Handlingar. Bd. XXI. p. 3.* ***1895.***
368. **Florentin, R.** *Rôles de l'enveloppe muqueuse des œufs de Grenouille. Bull. Sc. France Belg. T. XXX. p. 140.* ***1897.***
368a. **Foà, C.** *La greffe des ovaires en relation avec quelques questions de biologie générale. Arch. ital. de biol. T. XXXIV. p. 43.* ***1900*** *et T. XXXV.* ***1901.*** *V. a. Atti della R. Accad. dei Lincei. Anno 297. Ser. 5. Vol. IX. p. 230.* ***1900.***
369. **Foerster, F.** *Comparative microscops studies of the Ovary. American Journ. of Obstetr. Vol. XXVIII, XXIX, XXX.* ***1893 und 1894.***
369a. **Foot, Katharine.** *Yolk-Nucleus and Polar Rings. Journ. of Morph. Vol. XII. p. 1.* ***1897.***
369b. — *The origin of the cleavage centrosomes. Ibid. p. 809.*
369c. **Fränkel, L., und Cohn, Fr.** *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluſs des Corpus luteum auf die Insertion des Eies. Anat. Anz. Bd. XX. No. 12. p. 294.* ***1901.***
370. **Franqué, O. v.** *Beschreibung einiger seltener Eierstockspräparate. Zeitschr. f. Geburtsh. und Gynäkol. Bd. XXXIX. p. 326.* ***1898.***
370a. **Franz, K.** *Ueber Einbettung und Wachstum der Eier im Eierstock. Beiträge zur Geburtsh. und Gynäkol. Bd. VI.* ***1902.***

371. **Fritsch, G.** *Hühnereier mit doppeltem Dotter. Sitzungsb. der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin. p. 202.* **1895.**
371a. **Fülleborn, F.** *Bericht über eine zur Untersuchung der Entwickelung von Amia, Lepidosteus und Necturus unternommene Reise nach Nordamerika. Stzgsb. der Kgl. Preuſs. Akad. d. Wissensch. p. 1057.* **1894.**
372. **Fulton, T. W.** *On the Variation in Size of certain pelagic Ova. Thirteenth annual Report of Fishery Board for Scotland. Glasgow* **1895.**
373. — *On the maturation of the pelagic eggs of Teleostean Fishes. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXI. p. 245.* **1898.**
374. — *On the Growth and Maturation of the Ovarian Eggs of Teleosteans Lophius and Zeus. Sixteenth annual Report of the Fishery Board for Scotland. p. 134. Glasgow 1898.*
375. **Gastel.** *Contribution à l'étude des follicules de de Graaf et des corps jaunes. Thèse de Paris.* **1891.** *(Fehlt bei Minot.)*
376. **Gebhard, C.** *Pathologische Anatomie der weiblichen Sexualorgane. Leipzig* **1899.**
377. **Gemmill, J. F.** *Zur Eibildung bei den anuren Amphibien. Arch. f. Anat. u. Phys. Abt. f. Anat. u. Entw.-Gesch. p. 230.* **1896.**
378. **Giacomini, E.** *Contributo all' istologia dell' ovario dei Selaci etc. Ricerche fatte nel Laborat. di Anatomia normale della R. Univ. di Roma ed in altri Laboratori biologici. Vol. V. Fasc. 3 e 4.* **1896.**
379. — *Sui corpi lutei veri degli Anfibi con una breve appendice sui corpi lutei veri degli uccelli (Gallus domesticus). Monitore zoologico. Vol. VII. p. 214.* **1896.**
380. **Giacomini, Ercole.** *Sul presunto epitelio nella fascia interna della membrana testacea (membrana testae) dell' uovo di Gallina. Monit. zool. ital. Anno XI. p. 151.* **1900.**
381. **Giacosa.** *Studien über die chemische Zusammensetzung des Eies und seiner Hüllen beim Frosch. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. VII.* **1883.**
381a. **Giard, A.** *A propos de la parthénogénèse artificielle des œufs d'Échinodermes. C. R. Soc. de Biologie. T. LII.* **1900.**
382. **Giardina, A.** *Sui pretesi movimenti ameboidi della vesicola germinativa. Riv. di Sc. biol. Vol. XI.* **1900.**
382a. — *Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVIII. p. 417.* **1902.**
382b. — *Sui primi stadii dell' oogenesi, e principalmente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz. Bd. XXI. No. 10 u. 11. p. 273.* **1902.**
382c. — *Note sul mecanismo della fecondazione e della divisione cellulare, studiato principalmente in uova di echini. Anat. Anz. Bd. XXI. No. 20. p. 561.* **1902.**
383. **Glass, J. H.** *An experiment in ovarian transplantation. Med. Rec. Vol. LV. p. 175.* **1899.**
384. **Gleaves, C. M.** *A young mother (10 years 2 months). Med. Record. New York. Vol. XLVIII. No. 20. p. 175.* **1895.**
385. **Graaf, Regnerus de.** *De mulierum organis generationi inservientibus. In „Opera omnia" nach de Graaf's Tode (1673) herausgegeben* **1677.**
386. **Grassi, B.** *The Reproduction and Metamorphosis of the common Eel (Anguilla vulgaris). Quatr. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXIX. p. 371.* **1896.**
387. **Grigorieff, W.** *Die Schwangerschaft bei Transplantation der Eierstöcke. Centralbl. f. Gynäkologie. Jahrg. XXI. p. 663.* **1897.**
388. **Grönroos, Hj.** *Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders (Salamandra maculosa Laur.) I. Anat. Hefte. Bd. VI. 18. Heft p. 155.* **1896.**
389. **Gross, A.** *Zur Kenntnis des Ovovitellins. Diss. inaug. 32 pp. Straſsburg* **1899.**
390. **Gross, Jul.** *Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX.* **1900.**
391. **Grusdew, W. L.** *Versuche über künstliche Befruchtung von Kanincheneiern. Arch. f. Anat. u. Physiol. Abt. f. Anat. u. Entw.-Gesch. p. 269.* **1896.**
392. **Guitel, F.** *Sur l'ovaire et l'œuf du Gobius minutus. Comp. rend. hebd. de l'Acad. des Sciences. T. CXIV. p. 612.* **1892.**
392a. **Guldberg, G. A.** *Beitrag zur Kenntnis der Eierstockseier bei Echidna. Sitzungsber. d. Jenaischen Gesellsch. f. Med. und Naturw.* **1885.**
393. **Gurwitsch, A.** *Idiozom und Centralkörper im Ovarialeie der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LVI. p. 377.* **1900.**
394. **Haacke, W.** *Meine Entdeckung des Eierlegens der Echidna hystrix. Zool. Anz. No. 182. p. 647.* **1884.**
394a. **Haecker, V.** *Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zool. Jahrb. Abt. f Anat. u. Ontogenie. Bd. V.* **1892.**
395. — *Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Teil 2. Ueber die Funktion des Hauptnucleolus und über das Aufsteigen des Keimbläschens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. p. 452 und Bd. XLII. p. 279.* **1893.**

396. **Haecker, V.** *Die Vorstadien der Eireifung. Zusammenfassende Untersuchungen über die Bildung der Vierergruppen und das Verhalten der Keimbläschen-Nucleolen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLV. p. 200.* ***1895.*** *Auszüglich im Zool. Centralbl. Jahrg. II. No. 18. p. 551.*
396a. — *Ueber die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz. Bd. XX. p. 440.* ***1902.***
397. **Hallez, P.** *A propos de l'essai de classification des ceufs des animaux au point de vue embryogénique de M. Henneguy. Soc. philomatique de Paris C. R. No. 7. p. 1.* ***1893.***
398. **Hammarsten u. Lindwall.** *Ueber die Schalenhaut des Hühnereies. Jahresbericht für Tierchemie. Bd. XI. p. 38.* ***1881.***
398a. **Hartmann, M.** *Studien am tierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ontogenie. Bd. XV. p. 793.*
399. **Haymie, X. B.** *Ovarian transplantation. Med. Rec. Vol. LV. p. 339.* ***1899.***
400. **Heape, W.** *Further notes on the transplantation and growth of Mammalian ova within a uterine Foster-mother. Proc. Royal Soc. London. Vol. LXII. p. 178.* ***1897.***
401. **Heil, K.** *Der Fimbrienstrom und die Ueberwanderung des Eies vom Ovarium zur Tube. 31 pp. Inaugural-Diss. Heidelberg.* ***1893.***
401a. **Heincke, Fr., u. Ehrenbaum, E.** *Eier und Larven von Fischen der Deutschen Bucht. Wissenschaftl. Untersuchungen deutscher Meere. N. F. Bd. III.* ***1900.***
402. **Hellin, B.** *Die Ursache der Zwillingsschwangerschaft. Wratsch. Bd. XX. p. 419* ***1899.*** *(Russisch). Referat in Schwalbe's Jahresber. f. 1899. N. F. Bd. V. Abt. II. p. 202 u. 204.*
402a. **Henneguy, C. F.** *L'ovogénèse et la fécondation chez les animaux. Paris* ***1884.***
403. — *Essai de classification des œufs des animaux au point de vue embryogénique. 8 pp. Paris* ***1892.*** *V. a. Bull. de la Société philomatique de Paris. Sér. 8. T. IV. p. 37.*
404. — *Sur la fragmentation parthénogénètique des ovules des Mammifères pendant l'atrésie des follicules de Graaf. C. R. hebdom. de l'Acad. des Sc. T. CXVI. p. 1157.* ***1893.*** *(Soc. de Biol. Sér. 9. T. V.)*
405. — *Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des vertébrés. Journ. de l'anatom. et de la physiol. Année 29. p. 1.* ***1893.***
406. — *Sur la dégénérescence des ovules des vertébrés, pendant l'atrésie des follicules de Graaf. C. R. de la Société philom. No. 14. p. 2.* ***1893.***
407. — *Recherches sur l'atresie des follicules de Graaf chez les Mammifères et quelques autres vertébrés. Journ. de l'anat. et de la physiol. Année 30. p. 1.* ***1894.***
407a. — *Essai de parthénogénèse expérimentale sur les œufs de grenouille. C. R. de l'Assoc. des Anatomistes. Sess. 3. Lyon. p. 25.* ***1901.***
407aa. — *Sur la formation de l'œuf, la maturation et la fécondation de l'oocyte chez le Distomum hépaticum. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes (Quatr. Sess. Montpellier 1902). p. 128. Nancy.* ***1902.***
407b. **Hennig, C.** *Ueber frühreife Eibildung. Sitzungsber. d. Leipziger Naturf. Ges. p. 5.* ***1878.*** *(Fehlt bei Minot.)*
408. **Herbst, Curt.** *Ueber die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern nebst einigen Bemerkungen über die Dotterhautbildung überhaupt. Biol. Centralbl. Bd. XIII. p. 14. — S. a. American Naturalist. Vol. XXVII. p. 153.* ***1893.***
409. **Herff, O. v.** *Das Ovarialei des Menschen. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. XXIV. p. 1.* ***1893.***
410. **Herfort, K. V.** *Der Reifungsprozeſs im Ei von Petromyzon fluviatilis. Anat. Anz. Jahrg. 8. p. 721.* ***1893.***
411. — *Zráni a oplozeni vajíčza obratlovčiho (Reifung und Befruchtung des Wirbeltiereies). Časopis lekařů českých.* ***1898.***
412. — *Die Konjugation der Vorkerne und die erste Furchungsspindel im Ei von Petromyzon fluv. Anat. Anz. Bd. XVI.* ***1899.***
413. — *Die Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon fluviatilis. Arch. f. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. LVII. p. 54.* ***1900.***
414. **Herlitzka, A.** *Recherches sur la transplantation. La transplantation des ovaires. Arch. ital. de Biol. T. XXXIV. p. 89 et 106.* ***1900.*** *V. a. Giornale d. R. Accad. de Medic. Torino. Anno 63.* ***1900.***
415. **Herrick, Francis H.** *Ovum in ovo. Amer. Naturalist. Vol. XXXIII. p. 409.* ***1899.***
416. — *Movements of the nucleolus through the action of gravity. Anat. Anz. Bd. X. p. 337.* ***1895.***

416a. **Hertwig, O.** *Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. I. Morphol. Jahrb. Bd. I. p. 317; II. ebend. Bd. III. p. 1 u. 271; III. ebend. Bd. IV. p. 156 u. 177.* ***1875—1878.***

416b. — *Ueber das Vorkommen spindeliger Körper im Dotter junger Froscheier. Morph. Jahrb. Bd. X. p. 337.* ***1885.*** *(Fehlt bei Minot.)*

416c. **Hertwig, R.** *Ueber die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift f. K. Gegenbaur.* ***1896.***

416I. **Hewitson.** *Coloured illustrations of the eggs of the British Birds. 3. ed. London.* ***1856.***

417. **Hill, J. P.** *Contributions to the Morphology and Development of the Female Urogenital Organs in the Marsupialia. Proc. Linn. Soc. New South Wales. Vol. XXV. p. 519.* ***1900.***

417a. **His, W.** *Beobachtungen über den Bau des Säugetiereierstockes. Arch. für mikr. Anat. Bd. I. p. 151.* ***1865.***

418. — *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. I. Die Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig* ***1868.***

419. — *Untersuchungen über das Ei und die Eientwickelung bei Knochenfischen. Leipzig* ***1873.***

420. — *Protoplasmastudien am Salmonidenkeim. Abhdl. der Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Math.-phys. Kl. Bd. XXV. No. 3.* ***1899.***

420a. — *Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Histogenetische Studien. Abhdl. der mathem.-phys. Klasse der Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Leipzig, B. G. Teubner,* ***1900.***

421. **Hofmeister, F.** *Ueber Krystallisation des Eieralbumins. Zeitschr. für physiol. Chemie. Bd. XIV und XVI.* ***1890*** *und* ***1892.***

422. **Hold, M.** *Growth of the Ovum in the Fowl. American Naturalist. Vol. XXVI. p. 524.* ***1892.***

423. **Holl, M.** *I. Ueber die Reifung der Eizelle bei den Säugetieren. Sitzungsber. der Kgl. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. CII. Abt. 3. p. 249.* ***1893.*** *S. a. Verhdl. der Anat. Gesellsch. in Göttingen. p. 122.* ***1893.*** *II. Sitzgsber. der Kgl. Akad. der Wiss. in Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. IC.* ***1891.*** *(Reifung der Eizelle des Huhnes.) III. Ueber die menschliche Eizelle. Anatom. Anz. Bd. VI. No. 19. p. 551.* ***1891.***

423a. **D'Hollander, F.** *Le noyau vitellin de Balbiani et les pseudochromosomes chez les oiseaux. Verhandl. der Anat. Gesellsch. (16. Vers.) zu Halle a. S. p. 168.* ***1902.***

424. **Holmgren, E.** *Von den Ovocyten der Katze. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 63.* ***1900.***

425. **Holt, E. W. L.** *Recherches sur la reproduction des poissons osseux etc. Ann. du Muséum d'Hist. nat. Marseille. T. V. 128 pp.* ***1899.*** *(Eier.)*

426. **Hölzl, A.** *Ueber die Metamorphosen des Graaf'schen Follikels. Sitzungsber. der Ges. für Morph. und Physiol. zu München. Bd. IX.* ***1893.*** *S. a. Münchener med. Wochenschr. p. 612.* ***1893*** *und Virchow's Arch. Bd. CXXXIV. p. 438.*

427. **Honoré, Ch.** *Ueber Corpus luteum beim Kaninchen (Diskussion). Verhandl. der Anat. Gesellsch. in Tübingen. Jena, Fischer,* ***1899.***

428. — *Recherches sur l'ovaire du Lapin. 1. Note sur les corps de Call et Exner et la formation du liquor folliculi. 2. Recherches sur la formation des corps jaunes. Arch. de Biol. T. XVI. p. 537.* ***1900.***

429. — *Recherches sur l'ovaire du Lapin. 3. Note sur des follicules de de Graaf à plusieurs ovules. Arch. de Biol. T. XVII. p. 489.* ***1901.***

430. **Howes, G. B.** *The hatching of Tuatara eggs. Nature. Vol. LIX. p. 340, 341.* ***1899.***

431. **Hubbard, Jesse W.** *The Yolk nucleus in Cymatogaster aggregatus Gibbons. Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. XXXIII. p. 44.* ***1894.***

432. **Janošik, J.** *O Buňce vaječné u ssavců. (Ueber die Struktur der Eizelle.) V. Praze, česke Akademie.* ***1893.*** *(Mit einer auszüglichen Wiedergabe in deutscher Sprache.) S. a. Bibliographie anatomique. Vol. I. p. 91.* ***1893.***

433. — *Die Atrophie der Follikel und ein seltsames Verhalten der Eizelle. Arch. für mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLVIII. p. 169.* ***1896.***

433a. — *Quelques remarques sur le développement de Lacerta agilis. Bibliogr. anatom. T. VI. p. 192.* ***1898.***

433b. — *Tvoření a atrofie folliklů v ovariu. (Entwickelung und Atrophie der Graaf'schen Follikel) Sbornik Lékarsky (Archives Bohêmes de Médecine) v Praze.* ***1888.*** *(Fehlt bei Minot.)*

434. **Immermann, F.** *Ueber Doppeleier beim Huhn. Diss. inaug. Basel* ***1899.*** *8.*

435. **Ikeda.** *Notes on the Breeding habit and Development of Racophorus Schlegelii Günther. Annot. zool. Japon. Tokyo. Vol. I. p. 113.* ***1897.***

435a. **Jones, Thomas Wharton.** *On the ova of women and mammiferous animals, as they exist in the ovaries before impregnation; and on the discovery in them of a vesicle analogous to that described by Prof. Purkinje in the mature egg of the bird. Proc. Royal Soc. London. P. III. p. 339/340.* ***1835.***
436. **Julin, C.** *Le corps vitellin de Balbiani et les éléments de la cellule des métazoaires qui correspondent au macronucléus des infusoires ciliés. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. Année 25. p. 295.* ***1893.***
437. **Jordan, E.** *The habits and development of the newt, Diemyctylus viridescens. Journ. Morph. Boston. Vol. VIII. p. 269.* ***1893.***
438. **Iwanzoff, N.** *Ueber die physiologische Bedeutung des Prozesses der Eireifung. Bullet. de la Soc. Impér. des Naturalistes de Moscou.* ***1897.*** *p. 355. Sep.-Abdr. Moskau* ***1898.***
438a. **Iwakawa, T.** *The genesis of the Egg in Triton. Quart. Journ. of microsc. Science. p. 260.* ***1882.*** *(Zool. Anzeiger. p. 10.* ***1882****). (Fehlt bei Minot.)*
439. **Keber,** *Uber den Eintritt der Samenzellen in das Ei etc. Königsberg* ***1853.***
439a. **Keibel, Fr.** *Die Entwickelung des Rehes bis zur Anlage des Mesoblast. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. p. 292.* ***1902.***
440. **Keiffer, J. H.** *A propos de l'ovulation chez les mammifères. Bull. Soc. d'anthropol. Bruxelles. T. XVII. p. 183.* ***1898—99.***
440I. **Kerr, J. Gr.** *The external features in the Development of Lepidosiren paradoxa Fitz. Zool. Anz. Bd. XXII. p. 292.* ***1899.*** *S. a. London Phil. Transact. Vol. CXCII.* ***1899*** *und „Natural Science". Vol. XIV. p. 432.* ***1899.*** *(Abstract.)*
440a. **King, Helen D.** *The maturation and fertilization of the egg of Bufo lentiginosus. Journ. of Morphol. Vol. XVII. p. 293.* ***1901.***
441. **Klien, R.** *Ueber mehreiige Graaf'sche Follikel beim Menschen. Münchener med. Abhdl. der Kgl. Univers.-Frauenklinik, herausg. von F. v. Winckel. Heft 4. München, J. F. Lehmann,* ***1893.*** *S. a. Sitzgsb. der Ges. f. Morphol. u. Physiol. zu München. Bd. IX. p. 35.* ***1893.***
442. **Klinckowström, A.** *Om ett nyligen funnet moget ägg af Pirålen. Öfv. Vet. Akad. Förhandl. Stockholm. Aarg. LII. p. 55.* ***1895.*** *(Eier von Myxine.)*
442a. — *Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus vittatus. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLVIII. p. 587.* ***1897.***
442b. **Knappe, E.** *Das Bidder'sche Organ. Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie, Histologie und Entwickelungsgeschichte einiger Amphibien, besonders der einheimischen Bufoniden. Morphol. Jahrb. Bd. XI. p. 489.* ***1886.***
443. **Knauer, E.** *Einige Versuche über Ovarientransplantation bei Kaninchen. Centralblatt für Gynäkol. 20. Jahrg. p. 524.* ***1896.***
444. — *Bemerkung zu der Mitteilung des Herrn Woldemar Grigorieff: Die Schwangerschaft bei Transplantation der Eierstöcke. Centralbl. für Gynäk. No. 26. p. 842.* ***1897.***
445. — *Zur Ovarientransplantation. Centralbl. für Gynäkol. No. 8. p. 201.* ***1898.***
446. — *Zu Dr. Arendt's „Demonstration und Bemerkungen zur Ovarientransplantation auf der 70. Vers. deutscher Naturforscher und Aerzte zu Düsseldorf". Ibid. No. 46. p. 1257.* ***1898.***
447. — *Ueber Ovarientransplantation. Wiener klin. Wochenschrift. Jahrg. 12. No. 49.* ***1899.***
447a. **Kolessnikoff, N.** *Ueber die Eientwickelung bei Batrachiern und Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. p. 382.* ***1878.*** *(Fehlt bei Minot.)*
447b. **Kobert, R.** *Giebt es für den Menschen gefährliche Spinnen? Die medizinische Woche. No. 15.* ***1902.***
447c. — *Ueber Giftfische und Fischgifte. Vortrag. Rostock, Adler's Erben,* ***1892.***
447d. **Kohlbrugge, J. H. F.** *Die Entwickelung des Eies vom Primordialstadium bis zur Befruchtung. Arch. für mikr. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. LVIII. p. 376.* ***1901.***
448. **Kölliker, A. v.** *Ueber die Entwickelung der Graaf'schen Follikel der Säugetiere. Würzburger Verhdl. N. F. Bd. VIII. p. 92.* ***1874.***
448a. — *Ueber Corpora lutea atretica bei Säugetieren. Verhdl. der Anat. Gesellsch. Kieler Versamml. p. 149.* ***1898.***
449. — *Ueber die Markkanäle und Markstränge in den Eierstöcken junger Hündinnen. Ebendaselbst. p. 151.*
450. — *Einige Bemerkungen über den Eierstock des Pferdes. Ebendaselbst. p. 151.*
451. — *Ueber die Entwickelung der Graaf'schen Follikel und Eier. Sitzungsber. der Phys.-med. Gesellsch. in Würzburg.* ***1898.*** *S. a. Erinnerungen aus meinem Leben. p. 299. Leipzig* ***1899.***
452. **König, J.** *Chemie der menschlichen Nahrungs- und Genufsmittel. Berlin* ***1893.***
452a. **Kostanecki, C.** *Ueber die Reifung und Befruchtung des Eies von Cerebratulus*

marginatus. Bullet. de l'Acad. des Sciences de Cracovie. p. 270. ***1902.*** *(Konnte im Text nicht mehr berücksichtigt werden.)*
452b. **Koster.** *Onderzoek omtrent de vorming van eieren in het ovarium der zoogdieren. Verslagen en mededeel. der Koninkl. Akad. van Wetenschapen. Amsterdam. 2. Reeks D. 3.* ***1868.*** *S. ferner Ibid. 2. Reeks D. 7.* ***1873.***
453. **Kopsch, Fr.** *Ueber die Eiablage von Scyllium canicula in dem Aquarium der zool. Station zu Rovigno. Biol. Centralbl. Bd. XVII. p. 885.* ***1897.***
454. **Krets, O.** *Die Entwickelung und Rückbildung des Corpus luteum spurium beim Menschen. Arch. f. Gynäkologie. Bd. LVIII. p. 411.* ***1899.*** *— Auch als Inaug.-Dissert. Berlin. 20 pp.* ***1899.***
455. **Krukenberg, W.** *Die Farbstoffe der Vogeleierschalen. Verhandl. der Phys.-mediz. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. XVII. p. 109.* ***1883.*** *(Litt.)*
455a. **Landois, H.** *Die Eierschalen der Vögel in histologischer und genetischer Beziehung. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XV. p. 1.* ***1865.***
456. **Lange, J.** *Die Bildung der Eier und der Graaf'schen Follikel bei der Maus. Verhandl. der Phys.-med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. XXX. p. 56.* ***1896.***
457. **Lavdowsky, M., u. Tischutkin N.** *Von den Beziehungen der Dotterelemente zu den Keimblätterzellen. Biol. Centralbl. Bd. XIX. p. 411.* ***1899.***
458. **Lebrun, H.** *Les phénomènes de la ponte chez les batraciens. Rev. des Questions scientif. Octobr. 1900. 37 pp. Louvain,* ***1900.*** *Imprimerie Polleunis et Centerick.*
458I. *— La cytodiérèse de l'œuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Anoures. La Cellule. T. XIX. p. 315 et T. XX. p. 9.* ***1901.***
458a. **Lecaillon, A.** *Sur les diverses cellules de l'ovaire qui interviennent dans la formation de l'œuf des Insectes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. CXXXII. p. 586.* ***1901.***
458b. **Lefas, E.** *Corps jaune aberrant. Bull. et. Mém. Soc. anatomique de Paris. p. 310.* ***1901.***
458c. **Lefèvre.** *Atlas des œufs des oiseaux d'Europe. Paris* ***1875.***
459. **Levi, G.** *Ueber spontane und unter dem Einflusse eines Entzündung erregenden Agens im Amphibienei stattfindende Veränderungen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. p. 111.* ***1899.***
460. **Liebermann, L.** *Embryochemische Untersuchungen. Arch. f. die gesamte Physiologie von E. Pflüger. Bd. XLIII. p. 71.* ***1888.***
461. **Liebermann, C.** *Ueber die Färbungen der Vogeleierschalen. Ber. d. Deutschen chem. Gesellsch. Bd. XI.* ***1878.***
461a. **Lillie, Fr. R.** *The organization of the Egg of Unio, based on a Study of its maturation, fertilization and cleavage. Journ. of Morphol. Vol. XVII. p. 227.*
461b. **Limon, M. A.** *Note sur les vacuoles de la granulosa des follicules de de Graaf. Bibliographie anatomique. T. X. p. 153.* ***1902.***
461c. *— Étude histologique et histogénique de la glande interstielle de l'ovaire. Thèse de Nancy. 63 pp. 2 pl.* ***1901.***
461d. **List, J. H.** *Zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische (Labriden). I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. p. 595.* ***1887.***
462. **Lode, A.** *Ueber den Mechanismus der Wanderung des Eies vom Ovarium in die Tube und über die sogen. äußere Ueberwanderung des Eies. Wiener klin. Wochenschrift. Jahrg. 6. No. 31. p. 572.* ***1893.***
463. **Loeb, Jacques.** *Ueber die Grenzen der Teilbarkeit der Eisubstanz. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. LIX. p. 379.* ***1894.***
463a. *— Artificial Parthenogenesis in Annelid. Science. N. S. Vol. XII. p. 170. S. a. Americ. Journ. of Physiol. Vol. IV. p. 178.*
463b. *— and* **Lewis, W. H.** *On the prolongation of the life of the unfertilized eggs of Sea-urchings by Potassium-Cyanide. American Journ. of Physiol. Vol. VI. p. 305.* ***1902.***
463c. *—* **Fischer, M., und Neilson, H.** *Weitere Versuche über künstliche Parthenogenesis. Pflüger's Arch. f. d. ges. Phys. Bd. LXXXVII.* ***1901.***
463d. *— On the artificial production of normal Larvae from the unfertilized eggs of the Sea Urchin (Arbacia). American Journ. of. Physiol. Vol. III.* ***1900.***
463e. *— Experiments of artificial Parthenogenesis in Annelids (Chaetopterus) and the Nature of the Process of Fertilization. Americ. Journ. of Physiol. Vol. IV.* ***1901.***
463f. *— Ueber Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (Asterias forbesii) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung. Arch. f. d. ges. Phys. von Ed. Pflüger. Bd. XCIII. p. 59.* ***1902.***
464. **Loisel, G.** *Les causes et les conséquences de la présence des réserves nutritives dans les œufs. Miscellanées biologiques dédiées au Prof. Alfr. Giard. Travaux Stat. zool. de Wimereux. T. VII. p. 402. Paris* ***1899.***

465. **Loisel, G.** *La defense de l'œuf. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et pathol. Année 36. p. 438.* **1900.**
465a. — *Résistance des œufs d'oiseau à une humidité excessive. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. No. 24. p. 661.* **1900.**
466. **Loyez,** Mlle. **Marie.** *Sur la constitution du follicule ovarien des Reptiles. Compt. R. de l'Acad. des Sc. Paris. T. CXXX. p. 48.* **1899.**
466a. — *Sur les transformations de la vésicule germinative chez les Sauriens. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. CXXXIII. p. 1025.* **1901.**
466b. — *Note sur les transformations de la vésicule germinative des Reptiles. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes. Quatr. Sess. Montpellier 1902. p. 10. Nancy* **1902.**
466c. **Lubbock, J.** *Notes on the generative organs, and on the formation of the egg in the Annulosa. London. Phil. Transact. p. 595.* **1861.** *(Fehlt bei Minot.)*
466d. **Lubosch, W.** *Ueber die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Habilit.-Schrift. 80 pp. V. Taf. Jena, Gustav Fischer,* **1902.**
467. **Ludwig, H.** *Ueber die Eibildung im Tierreiche. Arbeiten aus dem zool.-zootom. Inst. in Würzburg. Bd. I.* **1874.**
468. **Luquet.** *Contribution à l'étude des corps jaunes. Thèse de Paris* **1888.** *(Fehlt bei Minot.)*
469. **Mac Intosh, M. C., and Masterman, A. T.** *The Life-histories of the British Marine Food-Fishes. 516 pp. 20 Tab. London* **1897.** *S. a. Mac Intosh in: 15th Annual Rep. Fish. Board Scotland. p. 194.* **1897.** *— Ebenso 14th Rep. — 13th Rep.*
470. **Maly, R.** *Ueber die Dotterpigmente. Monatshefte f. Chemie. Bd. II. p. 351.* **1881.**
471. **Marchese.** *Sulla trapiantazione delle ovaie. Contribuz. sperimentali. Archivio Ital. di Ginecol. No. 4.* **1898.**
472. **Margó, Th.** *Studien über Ceratodus. Mathem.-naturw. Berichte aus Ungarn. Bd. XII. p. 195.* **1895.** *(Eier.)*
472a. **Marshall, F. H. A., and Ewart, C.** *Preliminary communication on the oestrous cycle and the formation of the corpus luteum in the Sheep. Proc. R. Soc. London. Vol. LXVIII. p. 135.* **1901.**
472b. **Mathews, A. P.** *Künstliche Parthenogenesis durch mechanisches Schütteln. American Journ. of Physiol. Vol. VI. p. 142.* **1901.** *(Original mir nicht zugängig; Ref. in „Naturw. Rundschau". 17. Jahrg. No. 10.* **1902.***)*
473. **Matschinsky, N.** *De l'atrophie des ovules dans les ovaires des Mammifères. Ann. de l'Institut Pasteur. Année 14. p. 113.* **1900.**
474. **Maximow, A.** *Die histologischen Vorgänge bei der Heilung von Eierstocks-Verletzungen und die Regenerationsfähigkeit des Eierstocksgewebes. Virchow's Arch. f. pathol. Anat. Bd. CLX. p. 95.* **1900.**
475. **Mazza** *Ricerche morfologiche e biologiche sulla Lebias calaritana Bonelli. Atti Soc. Ligust. Sc. nat. Genova. Vol. VIII.* **1897.**
475a. **Mead, A. D.** *On the origin of the egg centrosomes. Journ. of Morphol. Vol. XII. p. 391.* **1897.** *— Ebend. Vol. XIV.* **1898.**
476. **Mertens, H.** *Sur la sphère attractive dans l'ovule des oiseaux. Bull. de la Soc. de médecine de Gand.* **1893.**
477. — *Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans l'ovule des Mammifères et des oiseaux. Arch. de Biol. T. XIII. p. 389.* **1894.**
477a. **Mesnil, P., et Caullery, M.** *Sur la viviparité d'une Annélide polychète (Dodecaceria concharum Oersted, forme A). Compt. rend. Acad. Scienc. Paris. T. CXXVII. p. 486.* **1898.**
478. **Meves, Fr.** *Ueber eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Ovocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anz. Bd. X. No. 20. p. 635.* **1895.**
478a. **Meyer, J. A.** *Ueber Zerfallvorgänge an Ovarialeiern von Lacerta agilis. Anatom. Hefte: No. 58. (Bd. XVIII. Heft 1.) p. 71.* **1901.**
479. **Miescher, Fr.** *Histochemische und physiologische Arbeiten desselben, gesammelt und herausgegeben von seinen Freunden. Bd. II. Leipzig* **1897.** *Artikel: „Kerngebilde im Dotter des Hühnereies" (p. 24) und „Ueber das Ei" (p. 108).*
479a. **Michaelis, L.** *Die Befruchtung des Tritoneneies. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLVIII. p. 523.* **1897.**
479b. **Michel, A.** *Des nucléoles composés, notamment dans l'œuf des Annélides. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T.CXXIII. p. 903.* **1896.**
479c. **Mingazzini, P.** *L'oolisi nella Seps chalcides. Atti della Accad. dei Lincei. Rendiconti. Vol. I. p. 41.* **1892.** *(Fehlt bei Minot.)*

480. **Mingazzini, P.** *Corpi lutei veri e falsi di Rettili. Ricerche fatte nel Laborat. di anatom. norm. della R. Università di Roma ed in altri Labor. biol. Vol. III. Fasc. 2. p. 105.* ***1893.***
481. — *Sulla degenerazione sperimentale delle ova di Rana esculenta. Atti Accad. Lincei. Rendic. (5) Vol. III. p. 459. Arch. Ital. de Biol. T. XXI.* ***1894.***
482. **Mitrophanow, P.** *Note sur la structure et la formation de l'enveloppe du jaune de l'œuf de la poule. Bibliographie anatomique. T. VI. p. 69. Nancy* ***1898.***
483. — *Note sur les œufs doubles. Bibliogr. anatomique. T. VI. p. 33. Nancy* ***1898.***
484. **Mitsukuri, K.** *On the Fate of the Blastopore, the Relations of the Primitive Streak and the Formation of the Posterior End of the Embryo in Chelonia, together with Remarks on the nature of Meroblastic Ova in Vertebrates. (Contrib. to the Embryology of Reptilia, V.) Journ. Coll. Sc. Japan. Vol. X. p. 1.* ***1896.***
484a. **Mondino, G., et Aquisto.** *Sur les phénomènes de maturation de quelques œufs. Arch. ital. de Biol. T. XXI. p. 19/20.* ***1894.***
485. **Möbius, K.** *Hühnerei mit 2 Dottern. Sitzungsb. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. p. 143.* ***1895.***
485a. **Montgomery, Th.** *Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus. Journ. of Morph. Vol. XV.* ***1899.***
485b. **Morgan, Thomas, H.** *Regeneration. New York, Macmillan and Comp.* ***1901.***
485c. — *The production of artificial Astropheres. Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. III.* ***1896.***
485d. — *The Action of Salt-Solutions on the unfertilized and fertilized Eggs of Arbacia and of other Animals. Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. VIII.* ***1899.***
486. **Moore, J. P.** *The Eggs of Pityophis melanoleucus. Amer. Naturalist. Vol. XXVII.* ***1893.***
487. **Moore, J. E. S.** *On the Relationship and Role of the Archoplasm during Mitosis in the Larval Salamander. Amer. Journ. micr. Sc. Vol. XXXIV. p. 181.* ***1893.*** *(Keimepithel.)*
488. **Mörner, Th.** *Ueber eine im Hühnereiweiſs in reichlicher Menge vorkommende Mukoidsubstanz. Zeitschr. f. phys. Chemie Bd. XVIII.* ***1893.***
488I. **Morris, C. F.** *A natural history of the nests and eggs of Birds. 3 vols. London.*
488a. **Moszkowski, M.** *Die Richtungskörperchenbildung von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIX. p. 388.* ***1902.***
488b. — *Ueber den Einfluſs der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung der bilateralen Symmetrie des Froscheies. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LX. p. 17.* ***1902.***
489. **Müller, Joh.** *Ueber den Kanal in den Eiern der Holothurien. Arch. f. Anat. und Physiol.* ***1854.***
489a. **Munson, J. P.** *The ovarian egg of Limulus. (Centrosome and yolk nucleus.) Journ. of Morphol. Vol. XV.* ***1898 (1899).***
490. **Nagel, W.** *Das menschliche Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI.* ***1888.*** *(Vollst. Litteratur.)*
491. — *Bemerkungen zu der Abhandlung von Schottländer: „Ueber den Graaf'schen Follikel". Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLI. p. 706.* ***1893.***
492. — *Ueber die Entwickelung der inneren und äuſseren Genitalien beim menschlichen Weibe. Arch. f. Gynäk. Bd. XLV. p. 453.* ***1894.***
493. — *Weibliche Geschlechtsorgane. In „Bardeleben, Handb. d. Anat. d. Menschen". Bd. VII. 2. Teil. Abt. 1. 160 pp.* ***1896.***
494. — *Entwickelung und Entwickelungsfehler der weiblichen Genitalien. Handb. d. Gynäk., herausg. v. J. Veit. Bd. I. p. 519.* ***1896.***
495. — *Ueber neuere Arbeiten auf dem Gebiete der Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane. Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch., herausg. v. Merkel u. Bonnet. p. 210.* ***1898.***
496. **v. Nathusius, W.** *Die Entwickelung von Schale und Schalenhaut des Hühnereies im Ovidukt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. p. 576.* ***1893.***
497. — *Einschluſs eines Hühnereies, Knorpel, Knochen und Bindegewebe enthaltend. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLV. p. 654.* ***1895.***
498. — *Zur Bildung der Eihüllen. Zool. Anz. Bd. XIX. p. 443.* ***1896.***
499. — *Ueber die Gestaltungsursachen der Haare, der Eischalen und der Harting'schen Körperchen. Ein Beitrag zum Programm der Entwickelungsmechanik. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. VI. p. 365.* ***1898.***
500. **Neumeister, R.** *Ueber die Eischalenhäute von Echnida aculeata (E. hystrix) und der Wirbeltiere im allgemeinen. Zeitschr. f. Biol. Bd. XXXI. (N. F. Bd. XIII.) p. 413.* ***1895.*** *(Mit Litt.)*
500a. **Neves, Azevedo.** *Contribuição para o estudo do ovario. Lisboa. Imprensa de Libanio da Silva.* ***1901.***

500b. **Newton, A.** *Ootheca Wolleyana: an illustrated Catalogue of the Collection of Birds eggs formed by the late John Wolley. P. I, Accipitres. London* ***1864.***
501. **Nishikawa, T.** *Notes on some Embryos of Chlamydoselachus anguineus Garm. Annot. zool. Japon. Vol. II. p. 95.* ***1898.*** *(Eier.)*
502. **Nussbaum, M.** *Das Ei der Fische und seine Befruchtung. Zeitschr. f. Fischer. Jahrg. II. p. 137.* ***1896.***
503. — *Zur Mechanik der Eiablage bei Rana fusca. 1 u. 2. Mitt. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLVI. p. 479.* ***1895*** *und Bd. XLVIII. p. 545.* ***1897.***
504. — *Können die Weibchen von Rana fusca ohne Beihülfe der Männchen Eier legen? Sitz.-Ber. d. Niederrh. Ges. f. Nat. u. Heilk. Bonn. Med. Sekt. p. 24.* ***1896.***
505. **Obst, P.** *Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI. p. 161.* ***1899.*** *(Litt.)*
506. **Oliva, L.** *Ricerche sperimentali sulla migrazione interna dell' ovulo. Gazz. d'Ospedali. Anno XX. p. 1337.* ***1899.***
507. **Osawa, Gakutaro.** *Nachtrag zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Die weiblichen Geschlechtsorgane. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LI. p. 764.* ***1898.***
508. **Owen, R.** *Description of an impregnated Uterus and of the Uterine Ova of Echidna hystrix. Ann. and Magaz. Nat. Hist. No. 84. p. 373.* ***1884.***
509. **Paladino.** *La rinnovazione del parenchima ovarico nella donna. Atti dell' XI. Congr. internaz. med. di Roma. Vol. II. Anatomia. p. 19.* ***1894.*** *V. a. Arch. ital. de Biologie. T. XXI. p. 15.* ***1894*** *et Monitore zoolog. ital. Anno V. p. 140.* ***1894.***
510. — *Per il tipo di struttura dell' ovaja. Rendic. Accad. Sc. fis. math. Napoli. Vol. III. p. 232.* ***1897.***
511. — *Sur le type de structure de l'ovaire. Arch. ital. de Biol. T. XXIX. p. 139.* ***1898.***
512. — *A propos de la question controversée relative à l'essence du corps jaune. Arch. ital. de Biol. T. XXXIV. p. 228.* ***1900.***
513. — *Per la dibattuta questione sulla essenza del corpo luteo. Anat. Anz. Bd. XVII. p. 451.* ***1900***
514. **Petit.** *Sur la sexualité des embryons de poule en rapport avec la forme de l'œuf. Assoc. française pour l'avancement des Sciences. Compt. r. 28 Sess. P. I. p. 276.* ***1900.***
514a. **Perconcito, E.** *Résistance des œufs des Insectes à divers poisons, substances chimiques et agents naturels. Procès-verbaux de la 26. Session de l'Association franc. pour l'avancement des Sc. (St. Etienne). p. 304.* ***1897.***
514b. **Petrunkewitsch, A.** *Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina. Anat. Anz. Bd. XXI. p. 256.* ***1902.***
515. **Pfister, A.** *Die Wirkung der Castration auf den weiblichen Organismus. Arch. f. Gynäk. Bd. LVI. p. 583.* ***1898.***
516. — *Veränderungen des Froscheies und Eierstockes unter dem Einfluſs eines Entzündung erregenden Agens. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LII. p. 842.* ***1898.***
517. **Pflüger, E.** *Ueber die Eierstöcke der Säugetiere und des Menschen. Leipzig* ***1863.***
518. **Plate, L.** *Ueber die Eier von Bdellostoma bischoffii Schneider. Sitzungsber. der Ges. naturf.-Freunde Berlin. p. 16.* ***1896.***
519. **Poljakoff, P.** *Biologie der Zelle. 2. Die Reifung und Befruchtung des Eies. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LVII. p. 9.* ***1900.***
520. **Prenant, A.** *La valeur morphologique du corps jaune. Son action physiologique et thérapeutique possible. Rev. génér. d. Sciences pur. et appliquees. p. 646.* ***1898.*** *V. a. Rev. médical de l'Est. p. 385. Nancy* ***1898.***
521. **Pugnat Amédée.** *Note sur la régénération expérimentale de l'ovaire. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. LII. p. 265.* ***1900.***
522. **Purkinje, J. E.** *Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem. Vratislaviae, typis universitatis,* ***1825.*** *(Gratulationsschrift zum 50-jähr. Doktorjubiläum J. Fr. Blumenbach's.)*
523. **Rabl, H.** *Zur Kenntnis der Richtungsspindeln in degenerierenden Säugetiereiern. Sitzungsber. der Wiener Akad. Math.-naturw. Kl. Bd. CVI. Abt. III. p. 95.* ***1897.***
523a. — *Beitrag zur Histologie des Eierstockes des Menschen und der Säugetiere nebst Bemerkungen über die Bildungen von Hyalin und Pigment. Anat. Hefte. Abt. I. H. 34 u. 35.* ***1898.***
523b. — *Die ersten Wachstumserscheinungen in den Eiern von Säugetieren. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Math.-naturw. Kl. Bd. CVI. Abth. III. p. 107.* ***1897.***
523c. — *Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIV. p. 421.* ***1899.***

523d. **Radlkofer, L.** *Ueber die wahre Natur der Dotterplättchen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. IX. p. 529.* **1858.**
523e. **Raffaele, F.** *Uova di Scombresox, di Exocoetus e di Crystallogobius. Boll. Soc. Natural. Napoli. Vol. VIII. p. 127.* **1895.**
524. **Raspail, X.** *A propos de l'origine de la couleur des œufs des Oiseaux. Bull. Soc. Zool. de France. 17. Année, p. 212.* **1893.**
524a. **Rauber, A.** *Der Ueberschufs an Knabengeburten und seine biologische Bedeutung. Leipzig, A. Georgi,* **1900.**
525. **Rawitz, B.** *Untersuchungen über Zellteilung. III. Die Teilung der Hodenzellen und die Spermatogenese bei Scyllium canicula. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIII. p. 19.* **1899.**
525a. **Regaud, Cl.,** et **Policard, A.** *Fonction glandulaire de l'épithélium ovarique et de ses diverticules tubuliformes chez la chienne. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. LIII. p. 615.* **1901.**
525b. — — *Sécrétion par les cellules folliculeuses, d'un produit particulier, et accumulation de ce produit dans le protoplasma de l'ovule. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. LIII. p. 449.* **1901.**
525c. — — *Phénomènes sécrétoires, formations ergastoplasmiques et participation du noyau à la sécrétion dans les cellules des corps jaunes, chez le Hérisson. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. No. 16. p. 470.* **1901.**
525d. — — *Notes histologiques sur l'ovaire des Mammifères. Commun. prélim. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes. III. Session (Lyon) 1901. p. 45. Nancy, Berger-Levrault,* **1901.** *(Enthält dasselbe, wie die Nrn. 525a—525c, dazu noch Bemerkungen über das Corpus luteum.)*
526. **Reibisch, J.** *Ueber die Eizahl bei Pleuronectes platessa und die Altersbestimmung dieser Form aus den Otolithen. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen. Kiel* **1899.**
526a. **Retzius, G.** *Ueber den Bau des Eierstockseies. Hygieia, Festband.* **1889.** *(Fehlt bei Minot.)*
526aa. **Reichenau, W. v.** *Die Nester und Eier der Vögel in ihren natürlichen Beziehungen betrachtet. Leipzig* **1880.**
527. **Rhumbler, L.** *Ueber Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und in Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nukleolen). Eine Theorie zur Erklärung der verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVI. p. 328.* **1893.**
528. **Ritter, W. H.,** and **Miller, L.** *A contribution to the Life history of Autodax lugubris Hallow (Californian Salamander). Amer. Naturalist. Vol. XXXIII. p. 691.* **1899.**
529. **Rizzo, A.** *Sul numero e sulla distribuzione dei pori nel guscio dell' ovo di gallina. Ricerche fatte nel Laborat. di Anat. normale Univ. di Roma ed in altri Laborat. biol. Vol. VII. p. 171.* **1899.**
529a. **Romiti, G.** *Nuove osservazioni sulla struttura dell'ovaia umana. Atti della Soc. Toscana di Scienze. nat. Vol. IV. p. 193.* **1885.** *(Fehlt bei Minot.)*
530. **Rondino, A.** *Il centrosoma nelle uova non fecondate di alcuni mammiferi. Ann. Ostetric. e Ginecol. Napoli. Anno IV. p. 705.* **1898.**
531. **Rossi, M.** *Contributo allo studio della struttura, della maturazione e della distruzione delle uova degli anfibi. Monit. zool. ital. Anno V. p. 13.* **1894.** *S. a. Pubbl. di R. Istituto di Studi super. di Firenze.* **1895,** *u. Arch. f. Entw.-Mechanik.* **1895.**
532. — *Alcune osservazioni al lavoro di Pfister: Veränderungen des Froscheies und Eierstockes unter dem Einflufs eines eine Entzündung erregenden Agens. Annali di Medic. d. Univ. di Perugia. Vol. XI.* **1899.**
532a. **Roux, W.** *Ueber das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf der Versammlung in Wien. Jena, Gustav Fischer,* **1892.**
532b. — *Ueber die Bedeutung der neuen Versuche an gefurchten und ungefurchten Ctenophoreneiern. Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. II.* **1895.**
533. **Rubinstein.** *Ueber das Verhalten nach der Exstirpation beider Ovarien und nach ihrer Transplantation an eine andere Stelle der Bauchhöhle. St. Petersburger med. Wochenschr. No. 31.* **1899.**
534. **Rückert, J.** *Die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier. Festschr. f. K. v. Kupffer. p. 581.* **1899.** *S. a. Anat. Anz. Bd. VII. No. 4 u. 5.* **1892.**
534a. — *Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte. H. XII (Bd. IV. H. 2). p. 261.* **1894.**
535. **Rudnew, W.** *Einige Thatsachen zur Frage über die genetische Beziehung zwischen Amitose und Mitose. Physiologiste Russe. Moscou. Vol. I. p. 129.* **1899.**
536. **Ruge, G.** *Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XV p. 491.* **1889.**

536a. **Ryder, J. A.** *The mechanical Genesis of the Form of the Fowl's Egg. Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. XXXI. p. 203.* **1893.**

537. **de Saint-Joseph.** *Note complémentaire sur les œufs du Gobius minutus L. var. minor Heincke (Gobius microps. Kröyer) et remarques sur quelques autres œufs de poissons osseux. Bull. de la Soc. philom. de Paris. Sér. 8. T. V. p. 189.* **1894.**

537a. **Sabaschnikoff, M.** *Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Ovogenese von Ascaris. Bull. de la Société des Naturalistes des Moscou.* **1897.**

537b. **Sala, L.** *Experimentelle Untersuchungen an Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. p. 434.* **1893.**

538. **Salkowski, E.** *Zur Chemie des Albumens des Hühnereies. Centralbl. f. d. med. Wissensch. No. 31.* **1893.**

539. **Salvioli, L.** *Sulla resistenza dell' ovo di pollo alle variazioni di temperatura. Studio sperimentale. Atti R. Istit. Sc., Lett. ed Arti. T. LVIII. p. 501.* **1899.**

540. **Samassa, P.** *Studien über den Einfluſs des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. I u. II.* **1894 u. 1895.**

540a. **Schauinsland, H.** *Zur Entwickelung von Hatteria und Beiträge zur Biologie von Hatteria. Sitzungsber. d. Pr. Akad. d. Wiss. Berlin 1898. p. 629 u. 701.* **1898.**

541. **Schenk, L.** *Die Eier von Raja quadrimaculata. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. LXVIII. I. p. 363.* **1874.**

542. **Schmidt, A. H.** *Onderzoekingen betreffende het Ovarium der Selachii. Diss. Utrecht. 108 pp.* **1898.** *Leiden, E. J. Brill.*

543. — *Untersuchungen über das Ovarium der Selachier. Tijdschr. der Nederl. dierk. Vereenig. D. VI. Afler. 1. p. 1.* **1898.** *(Auch als akadem. „Proefschrift" erschienen unter dem Titel: „Onderzoekingen betreffende het Ovarium der Selachii". Leiden, E. J. Brill,* **1898.**

543I. **Schneider, G.** *Ueber die Entwickelung des Geschlechtssystems bei Knochenfischen. St. Petersburg* **1897.** *(Russisch.) — II. Ueber die Entwickelung der Genitalkanäle bei Cobitis taenia und Phoxinus laevis. Zool. Anz. Bd. XVII.* **1894;** *Mém. Acad. St. Pétersbourg. (8). T. II.* **1895.**

543a. **Schokaert, R.** *L'ovogenèse chez le Thysanozoon Brocchi. La Cellule. T. XVIII.* **1901.** *S. a. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 30.* **1900.**

544. **Schottländer, J.** *Ueber die Entstehung des Graaf'schen Follikels beim Menschen und seinen Untergang bei Mensch und Säugetieren. Verhandl. d. Gesellsch. f. Geburtsh. und Gynäkologie zu Berlin, Sitzung vom 13. Mai 1892. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. XXIV. p. 312.* **1892.**

545. — *Ueber den Graaf'schen Follikel, seine Entstehung beim Menschen und seine Schicksale bei Mensch u. Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLI. p. 219.* **1893.** *(Zugleich als Heidelberger Habilit.-Schrift ausgegeben.)*

546. **Schüller, M.** *Epithelien auf der Innenfläche der Schalenhaut des Hühnereies. Anat. Anz. Bd. XVI. p. 460.* **1899.**

547. **Schultze, O.** *Die bilaterale Symmetrie des Amphibieneies. Verhandl. der Anat. Gesellsch. in Tübingen. p. 23. Jena, Fischer,* **1899.**

547a. — *Ueber Reifung und Befruchtung des Amphibieneis Anat. Anz. Bd. I. p. 149.* **1886.** *S. a. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XLV. p. 177.* **1887.**

548. **Schultz, W.** *Transplantation der Ovarien auf männliche Tiere. Centralbl. f. allgem. Patholog. u. pathol. Anatomie. Bd. XI. p. 200.* **1900.**

549. **v. Schumacher, Sigm., u. Schwarz, C.** *Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 1.* **1900.**

550. **Schwalbe, G.** *Zur Biologie und Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa. Zeitschr. f. Biologie. Bd. XXXIV. p. 340.* **1897.**

551. **Semon, R.** *Die Furchung und Entwickelung der Keimblätter bei Ceratodus forsteri. Aus: Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. IV. Jena, Gustav Fischer.* **1900.** *(Auch „Denkschr. der Med.-naturw. Gesellsch. in Jena."* **1900.***)*

552. **Servé, Fr.** *Zur Beurteilung der neueren Ansichten über die Entstehung der Zwillingsschwangerschaft. Inaug.-Diss. Straſsburg i. E. 36 SS.* **1900.**

553. **Shrady, G. F.** *Transplantation of the human ovary. Med. Rec. p. 789.* **1899.**

554. **Sixta, V.** *Wie junge Ornithorhynchi die Milch ihrer Mutter saugen? Zoolog. Anz. Bd. XXII. p. 241.* **1899.**

554a. **v. Skrobansky, K.** *Ueber zwei- und vielkernige Eier in Eierstöcken von Menschen und von einigen Säugetieren. Sitzungsber. der Milit.-mediz. Akad. St. Petersburg.* **1901.** *(Russisch.)*

555. **Sobotta, J.** *Mitteilungen über die Vorgänge bei der Reifung, Befruchtung und ersten Furchung des Eies der Maus. Verhdl. d. Anatom. Gesellsch. 7. Vers. in Göttingen. p. 111.* **1893.**

556. **Sobotta, J.** *Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLV. p. 15.* **1895.**
557. — *Zur Entwickelung von Belone acus. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. p. 93.* **1896.**
558. — *Ueber die Bildung des Corpus luteum bei der Maus. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLVII. p. 261.* **1896.**
559. — *Die Reifung und Befruchtung des Wirbeltiereies. Merkel-Bonnet's Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch. p. 507.* **1896.**
560. — *Ueber die Bildung des Corpus luteum bei Kaninchen nebst einigen Bemerkungen über den sprungreifen Follikel und die Richtungsspindeln des Kaninchens. Anat. Hefte. I. 26. Heft. p. 471.* **1897.**
561. — *Die Befruchtung und Reifung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Arch. f. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. L.* **1897.** *S. a. Anat. Anz. Bd. XI. p. 129.* **1896.**
562. — *Ueber das Corpus luteum der Säugetiere. Verhdl. d. Anat. Gesellsch. zu Tübingen. Jena, Fischer,* **1899.**
563. — *Noch einmal zur Frage der Bildung des Corpus luteum. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIII. p. 546.* **1899.**
564. — *Ueber die Entstehung des Corpus luteum der Säugetiere. Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch., herausgegeben von Merkel u. Bonnet. Bd. VIII. p. 923. Wiesbaden* **1899.**
565. — *Zur Bedeutung der mitotischen Figuren in den Eierstockseiern der Säugetiere. Ein Beitrag zur Kenntnis der ersten Richtungsspindel der Säugetiere. Festschr. d. Phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg. p. 187.* **1899.**
566. **Spuler, A.** *Ueber die Teilungserscheinungen der Eizelle in degenerierenden Follikeln des Säugerovariums. Anatom. Hefte, herausg. von Merkel und Bonnet. Heft 50. (Bd. XVI. Heft 1.) p. 85.* **1901.**
566a. **Stephan, P.** *Sur quelques points relatifs à l'évolution de la vésicule germinative des Téléostéens. Archives d'Anatomie microscopique par Ranvier et Henneguy. T. V. Fasc. 1. p. 22. Avril* **1902.**
567. **Stoeckel, W.** *Ueber Teilungsvorgänge in Primordialeiern bei einer Erwachsenen. Arch. für mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIII. p. 357.* **1899.**
567a. — *Ueber die cystische Degeneration der Ovarien bei Blasenmole, zugleich ein Beitrag zur Histogenese der Luteinzellen. Beiträge zur Geburtsh. u. Gynäkol. Festschrift für Fritsch. p. 136.* **1902.**
568. **Strahl.** *Die Rückbildung reifer Eierstockseier im Ovarium von Lacerta agilis. Verhdl. der 6. Anat. Vers. in Wien. 1892. p. 190. Jena, Fischer,* **1892.**
568a. **Strassen, O. zur.** *Embryonalentwickelung von Ascaris megalocephala. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. III.* **1896.**
568b. — *Ueber die Riesenbildung bei Ascaris-Eiern. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VII.* **1898.**
569. **Stratz, C. H.** *Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Säugetierovarium. Verhdl. der Ges. f. Geburtsh. und Gynäk. in Berlin. Zeitschr. f. Geburtsh. und Gynäk. Bd. XXXVIII. p. 146.* **1898.**
570. — *Der geschlechtsreife Säugetiereierstock. 65 pp. Haag* **1898.**
570a. **Stricht, O. Van der.** *De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon Brocchi. Verhdl. der Anat. Ges. 8. Vers. Strafsburg i. E. p. 223. Jena, G. Fischer,* **1894.**
571. — *La maturation et la fécondation de l'œuf d'Amphioxus lanceolatus. Arch. de Biol. T. XIV. p. 469.* **1896.** *V. a. Bull. de l'Acad. R. de Belgique. Sér. 3. T. XXX. p. 539.* **1895.**
572. — *Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la femme. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 12. Vers. in Kiel. p. 128.* **1898.**
573. — *La repartition de la chromatine dans la vésicule germinative de l'oocyte de la femme. Ebendas. p. 139.*
574. — *Sur l'existence d'une astrophère dans l'oocyte au stade d'accroissement. Compt. rend. de l'Associat. des Anatomistes. I. Sess. Paris* **1899.** *Bibliogr. anatom. Supplément. p. 32.* **1899.** *(Berührt auch die Dotterkernfrage.)*
574I. — *La ponte ovarique et l'histogénie du corps jaune. Bull. de l'Acad. R. de Belgique.* **1901.** *V. a. Compt. rend. de l'Assoc. des Anatomistes. Sess. 3. Lyon. p. 33.* **1901.**
574II. — *L'atrésie ovulaire et l'atrésie folliculaire du follicule de de Graaf, dans l'ovaire du chauve-souris. Verhdl. der Anat. Gesellsch. zu Bonn. 15. Vers. 1901. p. 108. Jena, Fischer,* **1901.**
574III. — *Une anomalie intéressante de formation de corps jaune. Annal. de la Soc. de méd. de Gand. 8 pp.* **1901.**
574IV. — *Étude de la sphère attractive ovulaire à l'état pathologique dans les oocytes en voie de dégénérescence. Livre jubilaire dedié à Ch. Van Bambeke. p. 259.* **1899.**

574v. **Stricht, O. Van der.** *Les „pseudochromosomes" dans l'oocyte de Chauve-souris. Compt. rend. de l'Association des Anatomistes. 4. Sess. Montpellier 1902. Nancy* ***1902.***

574a. **Stüve, R.** *Beitrag zur Kenntnis des Baues der Eileiterdrüsen bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. p. 123.* ***1889.***

575. **Supino, F.** *Deux œufs de Poule anomaux. Feuille d. jeun. Nat. Année 27. p. 201.* ***1897.***

575a. **Taczanowski.** *Oologia Ptakow Polskich. Warszawa* ***1862.***

576. **Tait, L.** *The Corpus luteum. The Lancet. (Whole. No. 3566.) p. 56.* ***1892.***

577. **Tarchanoff.** *Ueber die Verschiedenheiten des Eiereiweißes bei befiedert geborenen (Nestflüchtern) und bei nackt geborenen (Nesthockern) Vögeln. Arch. f. die gesamte Physiol. v. Pflüger. Bd. XXXI. p. 368.* ***1883.*** *Ferner daselbst Bd. XXXIX.* ***1886.***

578. **Thilenius, G.** *Vorläufiger Bericht über die Eiablage und erste Entwickelung von Hatteria punctata. Sitzungsber. d. K. Preuß. Akad. der Wissensch. Berlin* ***1899.***

579. **Thomson, J. A.** *Oogenesis. Zoolog. Record. V. p. 18.* ***1891/92.***

580. **Thomson, Allen.** *Article „Ovum" in Todds' Cyclopaedia. Vol. V.* ***1859.***

581. **Thudichum.** *Ueber das Luteïn. Centralbl. f. d. mediz. Wissensch. Bd. VII.* ***1869.***

582. **Todaro, Fr.** *Sopra lo sviluppo della Seps chalcides. Atti Accad. Lincei. Mem. Vol. VII. p. 233.* ***1894.*** *S. a. in: Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre. Bd. XV. p. 520.*

582a. **Trinchese, S.** *Nouvelles observations sur les vésicules directrices. Arch. ital. de Biol. T. XXI. p. 12.* ***1894.***

582I. **Tyzenhauz, C.** *Planches ovologiques coloriés pouvant servir d'Atlas à l'ouvrage de Temminck. (73 tables des œufs de Lithuanie.) Paris* ***1850—53.***

582b. **Valentin, G.** *Ueber den Inhalt des Keimbläschens. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Joh. Müller's Arch.) p. 162.* ***1836.***

583. — *Ueber die Entwickelung der Follikel in dem Eierstock der Säugetiere. J. Müller's Arch. f. Anat. und Phys. p. 516.* ***1836.***

584. **la Valette St. George, v.** *Ueber den Keimfleck und die Deutung der Eiteile. Arch. f. mikr. Anat. Bd. II. p. 57.* ***1866.***

584a. **Velander, F. E.** *Om ovariet och dess förhallende till peritonaeum. Upsala Läkare-förenings Förhandlingar. Bd. IX.* ***1874.*** *(Fehlt bei Minot.)*

585. **Virchow, H.** *Ueber Furchungsbilder von Amia calva. Sitzgsb. d. Ges. naturf. Freunde Berlin. p. 31.* ***1896.*** *S. a. Verhdl. d. Anat. Ges. 10. Vers. Jena, Fischer,* ***1896.***

586. — *Das Dotterorgan der Wirbeltiere. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. Suppl. p. 161.* ***1892.*** *II. (Fortsetzung und Schluß) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. p. 39.* ***1892.***

586a. — *Der Dottersack des Huhnes. „Internationale Beiträge zur wissensch. Medizin". Festschrift für Rudolf Virchow. Bd. I. Berlin, A. Hirschwald,* ***1891.***

587. **Virchow, R.** *Ueber die Dotterplättchen bei Fischen und Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. IV. p. 236. S. a. Froriep's Notizen. No. 825.* ***1846.***

588. **Vitanza, R.** *Sulla maturità e cad. periodica dell' ovula nella donna e nei mammiferi durante la gravidanza. Atti della Soc. Italiana di Ostetricia e Ginecol. Vol. IV.* ***1897.***

588a. **Wagner, R.** *Einige Bemerkungen und Fragen über das Keimbläschen (Vesicula germinativa). Arch. f. Anat. u. Physiol. (Joh. Müller's Arch.) p. 373.* ***1835.***

589. — *Prodromus historiae generationis. Lipsiae* ***1836.***

590. **Waite, E. R.** *On the Egg-Cases of some Port Jackson Sharks. Journ. Linn. Soc. London. Vol. XXV. p. 325.* ***1896.***

591. **Waldeyer, W.** *Eierstock und Ei. Leipzig* ***1870.*** *S. a. Artikel „Eierstock und Nebeneierstock" in Stricker's Handbuch der Gewebelehre. p. 576. Leipzig* ***1871.***

592. — *Normales Ovarium einer 45-jähr. Frau mit 2 großen Corpora lutea. Verhdl. d. Anat. Ges. zu Tübingen. p. 41. Jena, Fischer,* ***1899.***

593. **Walter, G.** *Zur Kenntnis des Ichthulins und seiner Spaltungsprodukte. Zeitschr. f. physiol. Chemie.* ***1891.*** *(Mit Litt.)*

594. **Weber, Ernst.** *Ueber die geschichtliche Entwickelung der anatomischen Kenntnisse von den weiblichen Geschlechtsorganen. Inaug.-Diss. Würzburg* ***1899.***

595. **Weidenfeld.** *Ueber die Bildung der Kalkschale und Schalenhaut der Hühnereier. Centralbl. f. Physiol. Bd. XI. p. 282.* ***1897.***

596. **Wendeler, P.** *„Entwickelungsgeschichte" und „Physiologie des Ovariums" in: A. Martin, Die Krankheiten der Eierstöcke. T. I. p. 16 ff. Leipzig* ***1899.*** *Ausführlicher in Monatsschrift f. Geburtsh. und Gynäkologie.* ***1898.***

597. **Westhoff, Fritz.** *Neues über Reifung, Befruchtung und Furchung der tierischen Eizelle. Jahrb. d. Naturw. Jahrg. 11. p. 189.* **1895/96.**

598. **Westphalen, Fr.** *Ueber den mikrochemischen Nachweis von Eisen im fötalen Organismus. Arch. f. Gynäk. Bd. LIII. p. 31.* **1897.**

599. **Wetzel, G.** *Drei abnorm gebildete Eier von Tropidonotus natrix. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 425.* **1900.**

599a. — *Das Vorkommen von Kernen der Granulosa-Zellen in den Eierstockseiern von Pelias berus. Sitzgsber. der Berliner physiol. Ges. vom 18. Juli* **1902.** *Arch. f. Anat.*

600. **Whitman, C. O., and Eycleshymer, A. C.** *The egg of Amia and its Cleavage. Journ. of Morph. Vol. XII. p. 309.* **1897.**

601. **Wichmann, H.** *Die Lage des Vogeleies im Eileiter vor und während der Geburt. Journ. Ornithol. 44. Jahrg. p. 81.* **1896.**

602. **Wichser, J.** *Ueber Urnierenreste in den Adnexen des menschlichen Uterus. Diss. inaug. Zürich* **1899.**

603. **Wickmann, H.** *Die Entstehung der Färbung der Vogeleier. Berlin, R. Friedländer und Sohn,* **1894.**

603a. **Wiedersheim, R.** *Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biol. Centralbl. Bd. XX. p. 333.*

604. **Wilder, Harris H.** *Desmognathus fuscus and Spelerpes bilineatus. Americ. Naturalist. Vol. XXXIII. p. 231.* **1899.** *(Eier.)*

604a. **Will, L.** *Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten. Zool. Anz.* **1884.**

605. **Williamson, H. Ch.** *On the Absorption of the Yolk in Pelagic Teleostean Ova. Rep. of 66. Meeting Brit. Assoc. Adv. of Sc. p. 479—481.* **1897.**

605a. **Wilson, Edm. B., and Mathews, A.** *Maturation, Fertilization and Polarity in the Echinoderm Egg. New Light in the Quadrille of the Centres. Journ. of Morphol. Vol. X. p. 319.* **1895.**

605b. — *Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-Urchin Egg. Journ. of Morphol. Vol. XI. p. 443.* **1895.**

606. — *Van Beneden and the Origin of the Centrosome. A correction. Science. N. S. Vol. V. p. 25.* **1897.** *(Korrektur eines Irrtums in dem Buche Wilson's: „The Cell".)*

607. — *Centrosome and Middle-piece in the Fertilization of the Egg. Science. N. S. Vol. V. p. 390.* **1897.** *(Ref.)*

607a. — *On protoplasmic structure in the Eggs of Echinoderms and some other animals. Journ. of Morphol. Vol. XV. Supplm.* **1899.**

607b. — *Experimental studies in Cytology. I. A cytological study of artificial Parthenogenesis in Sea-urchin Eggs. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII.* **1901.**

608. **Winckel, F. v.** *Die Bedeutung der Eierstöcke für die Entwickelung des Geschlechts. Die Praxis. Bd. I. No. 8.* **1898.**

609. **Winiwarter, H. v.** *Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. de Biologie. T. XVII. p. 33.* **1900.** *S. a. Centralbl. f. Physiologie. Bd. XV. p. 189.* **1901.**

609 I. — *Nachtrag zu meiner Arbeit über die Oogenese der Säugetiere. Anat. Anzeiger. Bd. XXI. No. 15. p. 401.* **1902.**

609 II. **Wittich, W. v.** *Observationes quaedam de aranearum ex ovo evolutione. Diss. inaug. Halis Sax.* **1845.**

609a. **Woltereck, R.** *Zur Bildung und Entwickelung des Ostrakodeneies. Kerngeschichtliche und biologische Studien an parthenogenetischen Cypriden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. LXIV.* **1898.**

609b. **Yatsu, N.** *On the Development of Lingula anatina. Journ. of the College of Science Imperial University Tokyo. Vol. XVII.* **1902.**

610. **Ziegler, H. E.** *Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbeltiere. Berichte der Naturf. Ges. z. Freiburg i. Br. Bd. VIII. p. 192.* **1894.** *(Festschr. für Weismann.)*

610a. — *Experimentelle Studien über Zellteilung. Die Furchungszellen von Beroë ovata. Arch. f. Entw.-Mechanik. Bd. VII.* **1898.**

611. **Zschokke, E.** *Beitrag zur Pathologie der Ovarien des Rindes. Schweizer Arch. f. Tierheilkunde. Heft 6. Jahrg.* **1898.**

C. Sperma und Ova. Allgemeines.

612. **Auerbach, L.** *Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromophilie der Keimsubstanzen. Sitzungsber. d. Königl. preuſs. Akad. d. Wiss. Berlin* ***1891.*** *(Fehlt bei Minot.)*

613. **Auvard, A.** *Menstruation et fécondation; physiologie et pathologie. Paris, Gauthier-Villars et fils,* ***1892.***

614. **Babor, J. Fl.** *Ein Beitrag zur Geschlechtsmetamorphose. Vorl. Mitt. Verhandl. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien. Bd. XLVIII. p. 150.* ***1898.***

614a. **Barry, M.** *Spermatozoa observed within the mammiferous ovum. On the penetration of spermatozoa into the interior of the Ovum. Philos. Transact. London* ***1843.***

614a. *S.* **Bonnet, R.** *618.*

615. **Bataillon, E.** *La segmentation parthénogénétique expérimentale chez les Amphibiens et les Poissons. Compt. rend. Ac. Sc. de Paris. T. CXXXI. p. 115.* ***1900.***

615a. **Beard, J.** *On the Phenomena of Reproduction in Animals and Plants etc. Anat. Anz. Bd. XI. p. 234 u. 634.* ***1896.***

616. — *The Morphological Continuity of the Germ-cells in Raja batis. Anatom. Anz. Bd. XVIII. p. 465.* ***1900.***

616I. — *The numerical law of the Germ-cells. Anat. Anz. Bd. XXI. No. 6 u. 7.* ***1902.***

616II. — *The Germ-cells in Pristiurus. Anat. Anz. Bd. XXI. No. 2. p. 50.* ***1902.***

616III. — *Heredity and the Epicycle of the Germ-cells. Biolog. Centralbl. No. 12. p. 353.* ***1892.***

616IV. — *The determination of sex in animal development. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontogenie. Bd. XVI. p. 703.* ***1902.***

616a. **Beneden, E. Van.** *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand, Leipzig et Paris* ***1883.***

616b. **Benda, C.** *Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verhandl. der Anatom. Gesellsch. Vers. in Bonn 1901. Jena, G. Fischer,* ***1901.***

616c. **Bolsius.** *1) Contribution à l'étude de la fécondation de l'Haementeria costata; 2) Comment le contenu du spermatophore arrive-t-il dans la cavité coelomique chez l'Haementaria costata. Zool. Anz. p. 195 u. 206.* ***1901.***

617. **Boswald, A.** *Ueber Hermaphroditismus. Tierärztl. Centralbl. Jahrg. 17. p. 305.* ***1894.***

618. **Bonnet, R.** *Giebt es bei Wirbeltieren Parthenogenesis? Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., herausgeg. von M e r k e l u. B o n n e t. Bd. IX. Litt. 1899. Wiesbaden, Bergmann,* ***1901.***

619. **Bouin.** *Ébauche génitale primordiale chez Rana temporaria L. Note préliminaire. Bibliogr. anat. T. VIII. p. 108.* ***1900.***

619a. **Born, G.** *Die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen. Ref. in „Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch.", herausgeg. von M e r k e l u. B o n n e t. Bd. IV. Litt. von* ***1894.***

620. **Bornhaupt.** *Untersuchungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Dorpater Inaug.-Diss. Riga* ***1867.***

621. **Boveri, Th.** *Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus. Anatom. Anz. p. 170.* ***1892.***

622. — *Ueber die Befruchtungs- u. Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entw.-Mechan. Bd. II. p. 394.* ***1895.***

622a. — *Die Entwickelung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift zum 70. Geburtstage Karl v. K u p f f e r ' s. Jena, G. Fischer,* ***1899.***

622b. — *Zellenstudien. Heft 1—4. Heft 4: „Ueber die Natur der Centrosomen". Jena, G. Fischer,* ***1887—1901.*** *(Mit Litteraturverzeichnis.)*

622c. — *Ueber Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala. Anat. Anzeiger.* ***1887.***

622d. — *Befruchtung. Ref. in Ergebnisse der Anatomie und Entw.-Gesch., herausgeg. von M e r k e l u. B o n n e t. Bd. I. Litt.* ***1891.***

622e. — *Merogonie (Y. Delage) und Ephebogenesis (B. Rawitz), neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anz. Bd. XIX. p. 156.* ***1901.***

622f. — *Das Problem der Befruchtung. Jena, G. Fischer,* ***1902.***

622g. — *Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg. Bd. XXXV. p. 67.* ***1902.***

623a. **Brock, J.** *Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muränoiden. Mitteil. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. II. Heft 4.* ***1881.***

624. **Bronn, H. G.** *Klassen und Ordnungen des Tierreichs wissenschaftl. dargestellt: Abteil. der Wirbeltiere, soweit erschienen: Amphibien und Reptilien von C. K. Hoffmann und Vögel von Selenka u. Gadow.* **1873—1891.**
625. **Brühl, G.** *Ueber Hermaphroditismus im Anschlufs an einen Fall von Pseudohermaphroditismus masculinus completus. 60 pp. Inaug.-Diss. Freiburg i. B.* **1894.**
626. **de Bruyne, C.** *Signification physiologique de l'amitose. Compt. rend. de l'Assoc. des anatomistes. I. Sess. 1899. Bibliogr. anatom. Supplement. p. 67.* **1899.**
626a. **Bunting, Martha.** *The origin of the Sex-cells in Hydractinia and Podocoryne, and the Development of Hydractinia. Journ. of Morphology. Vol. IX. p. 203.* **1894.**
626b. **Burdach.** *Physiologie, als Erfahrungswissenschaft. Bd. I.* **1835.**
626I. **Charrin, A., et Gley, E.** *Influence de la cellule mâle sur la transmission héréditaire de l'immunité. Arch. de Physiologie. p. 154.* **1895.**
627. **Coert, H. J.** *Over de ontwikkeling en den bouw van den geslachtsklier bij de zoogdieren meer in het bijzonder van den Eierstock. Akad. Proefschrift. 186. pp. 10 Taff. Leiden* **1898.**
627a. **Cole, Fr.** *A. case of Hermaphroditism in Rana temporaria. Anat. Anz. Bd. XI. p. 104.* **1896.**
628. **Coste.** *Recherches sur la génération des Mammifères. Paris* **1834.**
628I. **Cremer, M.** *Ueber die Einwirkung von Forellensamenprefssaft auf Forelleneier. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. und Phys. München. Bd. XVI.* **1900.**
628II. **Cuénot, L.** *L'épuration nucléaire au début de l'ontogénèse. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. CXXV. p. 190.* **1897.**
628a. **Cunningham, J. T.** *On the structure and development of the reproductive elements in Myxine glutinosa L. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXVII.* **1887.**
628b. **Dahl, Fr.** *Ueber abgebrochene Kopulationsorgane männlicher Spinnen im Körper der Weibchen. Sitzungsber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin. No. 2.* **1902.**
628c. **Le Dantec, F.** *Centrosome et fécondation. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. CXXVIII. p. 1341.* **1899.**
628d. — *L'équivalence des deux sexes dans la fécondation. Rev. génér. des Sciences pures et appliquées. p. 854. Paris* **1899.**
629. **Debierre, C.** *Pourquoi dans la nature y a-t-il des mâles et des femelles? La fécondation, l'origine des sexes, l'hérédité. La Semaine med. p. 454.* **1894.**
629a. **Delage, Y.** *Structure de protoplasma et théories de l'hérédité. Paris* **1895.**
630. — *Études sur la mérogonie. Arch. de Zool. expér. N. S. T. VII. p. 383.* **1899.** *V. a. Revue gén. des Sciences pures et appliquées.* **1901.**
631. **Delitzin, S. N.** *Ein Fall von Hermaphroditismus. Arbeit. d. Anthropol. Ges. d. Kais. Militär-med. Akad. zu St. Petersburg. Bd. I. p. 150.* **1894.**
631a. **Dewitz, J.** *Ueber die Gesetzmäfsigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoen und in der Vereinigung derselben mit dem Ei. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XXXVIII.* **1886.**
631b. **Dickel, F.** *Ueber Petrunkewitsch's Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern. Zool. Anz. Bd. XXV. No. 659. p. 20.* **1901.** *Vergl. auch Anat. Anz. Bd. XIX. p. 104 u. 110.* **1901.**
632. **Disselhorst, R.** *Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. XIIIV, 279 pp. Wiesbaden, J. K. Bergmann,* **1897.**
633. **Dörrwächter, H.** *Hermaphroditismus beim Rinde. Deutsche tierärztl. Wochenschr. 2. Jahrg. p. 298.* **1894.**
634. **Dubois, R.** *Sur la spermase et l'ovulose. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. LII. p. 197.* **1900.**
634a. **Dungern, v.** *Die Ursachen der Specialität bei der Befruchtung. Centralb. f. Phys. Bd. XV. p. 1.* **1901.** *S. a. Sitzungsber. d. Naturf. Gesellsch. in Freiburg i. B. vom 4. Juli 1901. Auszügl. in Deutsche med. Wochenschr. No. 30.* **1901.**
635. **Duschanek, J. O.** *Hermaphroditismus beim Schweine. Tierärztl. Centralbl. 17. Jahrg. p. 1.* **1894.**
636. **Eigenmann, C. H.** *On the precocious segregation of the sex-cells in Micrometrus aggregatus Gibbons (Teleostei). Journ. of Morph. Vol. V. p. 481.* **1891.**
637. — *The history of the sex-cells from the time of segregation to sexual differentiation in Cymatogaster. Transact. Amer. microsc. Soc. Vol. XVII. p. 172—173.*
638. — *Sex-Differentiation in the Viviparous Teleost Cymatogaster. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IV. p. 125.* **1896.**
638a. **Eismond, J.** *Einige Beiträge zur Kenntnis der Attraktionssphären und der Centrosomen. Anat. Anz. Bd. X. p. 229 u. 262.* **1895.**

638b. ***Eismond, J.*** *Sur l'état plurinucléaire des cellules en général et des cellules-œufs en particulier. Bibliographie anatom. T. VI. p. 307.* ***1898.***

638c. ***Erlanger, v.*** *De la provenance du corpuscule central (Centrosome) dans la fécondation. Archives d'Anatomie microscopique. T. I. p. 340.* ***1897.***

638d. ***Farmer, P. Bretland,*** *and* ***Williams, J. Ll.*** *Contributions to our knowledge of the Fucaceae, their life-history and cytology. Philos. Transact. London.* ***1898.***

639. ***Feis, Oswald.*** *Sammelreferat neuerer Arbeiten über Ovulation, Menstruation und Konception mit besonderer Beziehung auf den Ort der Kopulation von Sperma und Eizelle. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. I. p. 600.* ***1896.***

639I. ***Flemming, W.*** *Attraktionssphären und Centralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anat. Anz. Bd. VI. p. 78.* ***1891.*** *S. a. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII. p. 702.*

639a. ***Foster, M.,*** *und* ***Balfour, F.*** *Grundzüge der Entwickelungsgesch. der Tiere. Uebersetzt von N. Kleinenberg. Leipzig, W. Engelmann,* ***1876.***

639b. ***Foges, A.*** *Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Arch. f. die ges. Physiol. von Pflüger. Bd. XCIII. p. 39.* ***1902.***

640. ***Fowler, C. C.*** *Does Menstruation depend upon Ovulation? Southern Californ. Practit. Los Angeles. Vol. VIII. p. 51.* ***1893.***

641. ***Frank, J. Cole.*** *A case of Hermaphroditism in Rana temporaria. Anat. Anz. Bd. XI. p. 105.* ***1896.***

642. ***Friedmann, Fr.*** *Rudimentäre Eier im Hoden von Rana viridis. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LII. p. 248.* ***1898.***

642a. ***Fürst, Ed.*** *Ueber Centrosomen bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LII. p. 97.* ***1898.***

642b. ***Garbe, A.*** *Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LXIX. p. 472.* ***1901.***

643. ***Garth, W.*** *Zwei Fälle von Hermaphroditismus verus beim Schwein. 59 pp. Gießen, C. v. Münchow,* ***1894.***

644. ***Gemmill, James F.*** *On the vitality of the Ova and Spermatozoa of certain animals. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXIV. p. 163.* ***1900.***

644a. ***Gerould, J. H.*** *The anatomy and histology of Caudina arenata. Bull. Mus. Harvard Coll. Boston Mass. Vol. XXIX.* ***1896.***

645. ***Giard, A.*** *Sur le développement parthenogénétique de la microgamète des Métazoaires. Compt. rend. Soc. de Biol. Paris. 11 Sér. T. I. p. 857* ***1899.***

645a. — *Pour l'histoire de la mérogonie. Compt. rend. Soc. de Biol. Paris. p. 875.* ***1901.***

646. ***Gley, E.*** *Rôle des glandes génitales accessoires dans la reproduction. Nel primo centenario dalla morte di Lazzaro Spallanzani 1799—1899. Vol. I. p. 105. Reggio-Emilia, Stab. tip. Artigianelli,* ***1899—1900.***

646a. ***Goebel, K.*** *Ueber Homologien in der Entwickelung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora, allgem. botan. Ztg. Bd. XC. p. 279.* ***1902.***

647. ***Götte, A.*** *Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig* ***1875.***

648. ***Grönberg,*** *Zur Anatomie der Pipa americana. II. Verdauungs-, Respirations- und Urogenitalorgane samt Nervensystem. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. VII p. 629.* ***1894.***

649. ***Guéricolas, R.*** *De l'hermaphroditisme vrai chez l'homme et les animaux supérieurs. 102 pp. avec figg. Thèse de Doctorat. Lyon* ***1899.***

650. ***Guignard, L.*** *Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angio-spermes. Volume jubilaire du Cinquantenaire de la Soc. de Biol. de Paris. 189 pp. 22 figg. Paris.* ***1900.*** *V. a. Compt. rend. Acad. des Sc. Paris. T. CXXVIII. p. 864.* ***1899.***

650a. — *Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. Soc. nat. Botanique.* ***1899.***

651. ***Guinard,*** *Sur l'hermaphroditisme glandulaire. Lyon méd. T. XCI. No. 20. p. 48.* ***1899.***

652. ***Haecker, V.*** *Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Die Keim-Mutterzellen. Biolog. Centralbl. Bd. XVII. No. 19 u. 20.* ***1897.*** *S. auch „Ueber vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen". Verhdl. d. Dtsch. Zool. Gesellsch.* ***1898.***

652a. — *Die Keimbahn von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLIX.* ***1897.***

653. — *Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena, Fischer,* ***1899.***

654. **Haecker, V.** *Die Reifungserscheinungen. Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch., herausgegeben von Merkel u. Bonnet. Bd. VIII. p. 847.* **1899.**

654a. — *Ueber die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz. Bd. XX. p. 440.* **1902.** — *Ferner: Ueber das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXXVII. (N. F. XXX). p. 297.* **1902.** *Auch als Sonderabdruck erschienen. 144 pp. 4 Taff. Jena, Fischer,* **1902.**

654b. **Haller, A. v.** *Elementa physiologiae corporis hum. T. VIII. Lausanne* **1757—1766.**

654c. **Hamann, O.** *Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLVI. p. 88.* **1887,**

655. **Heape, W.** *The menstruation of Semnopithecus Entellus. Transact. Roy. Soc. London. Vol. CLXXXV. p. 411.* **1894.** *V. a. Proc. Royal Soc. Vol. LIV.* **1893.**

656. — *The menstruation and ovulation of Macacus rhesus with Observations on the Changes undergone by the discharged follicle. Pt. II. Phil. Transact. R. Soc. London. Ser. B. Vol. CLXXXVIII. p. 135.* **1897.** *S. a. Proc. R. Soc. Vol. LX.*

657. — *On menstruation and ovulation in monkeys and in the human female. Brit. med. Journ. No. 1982.* **1898.**

657a. **Heider, K.** *Das Determinationsproblem. Verhdl. d. Dtsch. Zool. Gesellsch. p. 45—97.* **1900.**

658. **Heape, W.** *The „sexual season" of Mammals and the Relation of the „Pro-oestrum" to Menstruation. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XLIV. p. 1.* **1900.**

658a. **Henneguy, L. F.** *Leçons sur la cellule. Paris* **1896.**

659. **Hennig, C.** *Ueber Menstruation und Ovulation. Sitzungsber. d. Naturf. Gesellschaft zu Leipzig. Jahrg. 17 u. 18. p. 81.* **1890/91.**

659a. **Herbst, C.** *Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig, Georgi,* **1901.**

659b. **Herla, V.** *Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. de Biol. T. XIII. p. 423.* **1893.**

660. **Hertwig, R.** *Mit welchem Rechte unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitzungsber. d. Gesellschaft f. Morphologie u. Physiol. München. Bd. XV. p. 142.* **1899.**

661. **Hertwig, O.** *Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. I u. II. Jena, Fischer,* **1893—1898.** *Ferner: Zeit- und Streitfragen der Biologie. I. Jena* **1894.** *II. ebenda* **1897.**

661a. **Heymons, R.** *Die Entwickelung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia (Blatta) germanica L. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LIII.* **1891.**

661b. — *Ueber die Entwickelung der Geschlechtszellen bei den Insekten. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin. No. 10. p. 263.* **1893.**

662. **Hoffmann, C. K.** *Étude sur le développement de l'appareil urogénital des viscéraux. Verhdl. d. Koninklijke Akad. van Wetenschapen te Amsterdam. Tweede Sectie. Deel I. No. 4. Amsterdam, Johannes Müller,* **1892.**

662a. **Holmgren, E.** *Om den s. K. „noyau vitellogène" eller „Dotterkern" i ovarialägg och om liknande bilningar i spermaceller. Hygiea. p. 538. Dez.* **1900.**

662b. **Jahn, E.** *Die Morphologie der Hefe und die Entdeckung ihrer Sexualität. Naturwissensch. Rundsch., herausg. von Prof. W. Sklarek. 17. Jahrg. No. 22. p. 273.,* **1902.**

663. **Janosik, J.** *Bemerkungen über die Entwickelung des Urogenitalsystems. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien. Bd. XCIX. Abt. 3. April* **1890.** *(Fehlt bei Minot.)*

664. **Johnstone, A. W.** *The relation of menstruation to the other reproductive functions. American Journ. of Obstetr. July.* **1895.**

665. **Klebs, G.** *Ueber das Verhältnis des männlichen und weiblichen Geschlechtes in der Natur. 30 pp. Jena, Fischer,* **1894.**

665a. **v. Kölliker-Ebner,** *Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. Bd. III. Bearbeitet von v. Ebner. p. 402—604.* **1902.**

666. **Kopsch, Fr., und Szymonowicz, L.** *Ein Fall von Hermaphroditismus verus bilateralis beim Schweine nebst Bemerkungen über die Entstehung der Geschlechtsdrüsen aus dem Keimepithel. Anat. Anz. Bd. XII. p. 129.* **1896.**

666I. — *Die künstliche Befruchtung der Eier von Cristiceps argentatus. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin. No. 2.* **1902.**

666a. **Korschelt-Heider.** *Lehrbuch der vergleich. Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. I. u. II. Aufl. Jena, G. Fischer,* **1902.**

666b. **v. Kostanecki, C., u. Siedlecki.** *Ueber das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLVIII. p. 181.* **1897.** — *Ferner: Kostanecki, C., Ueber künstliche Befruchtung und künstliche par-*

thenogenetische Furchung bei Mactra. Bull. Acad. des Scienc. de Cracovie. p. 363. ***1902.***

666c. **Kowalevsky. A.** *Imprégnation hypodermique chez l'Haementaria costata de Müller (Placoptera catenigera de Blanchard). Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. CXXIX. p. 261.* ***1899.***

667. **Lang, G.** *Note pour servir à l'histoire des rapports entre la menstruation et le développement du foetus à terme. Arch. de Tocol. et Gynéc. Vol. XIX. p. 743.* ***1892.*** *V. a. Revue méd. de l'est. Nancy* ***1892.***

667a. **Laulanié.** *Sur l'évolution comparée de la sexualité dans l'individu et dans l'espèce. Compt. rend. Soc. de Biol.* ***1885.***

667b. — *Sur les connexions embryogéniques des cordons médullaires de l'ovaire avec les tubes du corps de Wolff, et leur homologie avec les tubes séminifères chez les mammifères. Ibid.* ***1886.***

667c. **Legros, R.** *Sur la morphologie des glandes sexuelles de l'Amphioxus lanceolatus. Compt. rend. III. Congrès internat. de Zoologie. Leyde.* ***1896.***

668. **Leopold** und **Mironow, M.** *Beitrag zur Lehre von der Menstruation und Ovulation. Arch. f. Gynäkol. Bd. XLV. p. 506.* ***1894.***

669. **Leuckart, R.** *Artikel „Zeugung" in R. Wagner's Handwörterbuch der Physiol. Bd. IV.* ***1853.***

669a. — *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyienlarve. Arch. f. Naturgesch. Bd. I. Berlin* ***1865.***

669b. **Lignier, O.** *Sur l'origine de la génération et de la sexualité. Miscellanées biologiques dédiées au Prof. Alfr. Giard. Travaux Stat. zool. Wimereux. T. VII. p. 396. Paris* ***1899.***

669c. **Loisel, G.** *Précocité et périodicité sexuelles chez l'homme. C. R. Acad. des Sc. Paris. T. CXXXI. p. 725.* ***1900.***

669d. — *Sur la valeur de la chromatine nucléaire comme substratum de l'hérédité. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. No. 10. p. 264.* ***1901.***

669e. **London, E. S.** *Les corpuscules centraux dans les cellules sexuelles et sarcomateuses. Arch. des Sciences biol. St. Pétersbourg. T. VIII. p. 92.* ***1900.***

670. **Loviot.** *Ovulation sans menstruation pendant une période de 14 ans, au cours de laquelle il y en a 4 grossesses. Bull. et Mémoir. de la Soc. obstetr. et gynécol. de Paris. p. 202.* ***1893.***

671. **Mandl, L.** *Beitrag zur Frage des Verhaltens der Uterusmucosa während der Menstruation. Arch. f. Gynäkol. Bd. LII.* ***1896.***

672. **Marchthurm, A. V. v.** *Ein Fall von kolossaler erblicher Fruchtbarkeit. Wien. med. Wochenschr. 47. Jahrg. p. 103.* ***1897.***

673. **Messner, A.** *Ein neuer Fall von Hermaphroditismus verus (Hermaphroditismus verus unilateralis) am Lebenden untersucht und beschrieben. Gesammelte Abhandl., herausgegeben von J. M. Oertel. München, J. F. Lehmann. p. 25. S. a. Arch. f. pathol. Anat. (Virchow). Bd. CXXIX. p. 203.* ***1892.***

673a. **Metschnikoff, E.** *Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI.* ***1866.***

673b. **Meves, Fr.** *Ueber die Frage, ob die Centrosomen Boveri's als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. Verhandl. der Anat. Gesellschaft 16. Vers. (Halle a. S.). p. 152. Jena, G. Fischer,* ***1902.***

674. **Mihalkovics, G. v.** *Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Histol. Bd. II.* ***1885.***

674a. — *Az ember es a gerinczes állatok fejlödestana. Elsö resz. Altalános fejlödestan 1. Budapest* ***1899.*** *(Sehr genaue und eingehende Darstellung der Lehre von den Geschlechtszellen mit reicher Litteratur und vielen guten Abbildungen.)*

675. **Minot, Ch. S.** *A Bibliography of vertebrate Embryology. Memoirs of the Boston Soc. of Nat. History. Vol. IV. No. XI. Boston* ***1893.***

675a. — *Gegen das Gonotom. Anat. Anz. Bd. IX. p. 210.* ***1894.***

676. — *Human Embryology. 840 pp. London, Macmillan,* ***1897.***

677. **Mironow, M.** *Beiträge zur Frage von den Beziehungen zwischen Menstruation und Ovulation. S. No. 668.*

678. **Möller, Fr. v.** *Ueber das Urogenitalsystem einiger Schildkröten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXV. p. 573.* ***1899.***

678a. **Montgomery.** *Comparative cytological Studies with especial Regards to the Morphology of the Nucleolus. Journ. of Morphol. Vol. XV.* ***1898.***

679. **Morgan, Th. H.** *The Development of Frog's Egg. An Introduction to Experimental Embryology. New York, London, Macmillan and Co.,* ***1897.***

680. **Mühlen, A. v.** *Untersuchungen über den Urogenitalapparat der Urodelen. 63 pp. Jurjew* ***1894.***
680a. **Nägeli, C.** *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig* ***1884.***
681. **Nagel, W.** *Zur Frage des Hermaphroditismus verus. Arch. f. Gynäkol. Bd. LVIII. p. 83.* ***1899.***
681a. **Nawaschin, S.** *Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. Acad. Impér. St. Petersbourg. T. IX. p. 4.* ***1898.***
681b. **Nelson.** *On the reproduction of the Ascaris mystax. Philos. Transact. London. p. 572.* ***1852.***
682. **Neugebauer, F.** *Eine Reihe von Fällen frühzeitiger Schwangerschaft. Gazeta lekarska. p. 674. Warschau* ***1898.***
682 I. **Newport.** *On the Impregnation of the Ovum in the Amphibia. Philos. Transact. London. p. 169.* ***1851.***
682a. **Nicolas, A.** *Recherches sur l'embryologie des Reptiles. Contribution à l'étude de la fécondation chez l'orvet. Arch. d'Anat. microscop. T. III. p. 357.* ***1900.***
683. **Nussbaum, M.** *Ueber die Homologie der Zeugungsstoffe. Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellsch. in Bonn. Sitzung vom 17. März* ***1879.***
683a. — *Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLI. p. 119.* ***1893.***
683b. — *Zur Parthenogenese bei den Schmetterlingen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LIII. p. 444.* ***1899.***
683c. *Ueber Kern- u. Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. LIX. p. 647.* ***1902.***
683d. — *Zur Entwickelung des Geschlechts beim Huhn. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft 15. Vers. in Bonn 1901. p. 38. Jena, G. Fischer,* ***1901.***
684. — *Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XVIII. p. 1.* ***1880.***
685. **Olt, A.** *Lebensweise und Entwickelung des Bitterlinges (Rhodus amarus). 34 pp. Inaug.-Diss. der Erlanger Fakultät. Leipzig* ***1893.*** *S. a. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LV. p. 543.* ***1893.***
686. **Parker, T. J.** *Additional Observations on the Development of the Apteryx. Phil. Tr. of the Royal Society London. Vol. CLXXXIII. Section B. p. 73.* ***1893.***
687. **Pellon, G.** *Étude historique sur les organes génitaux de la femme, la fécondation et l'embryogénie humaines depuis les temps les plus reculés jusqu'à la renaissance. 211 pp. Paris* ***1891.***
687a. **Petrunkewitsch, A.** *Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. etc. Bd. XIV. p. 1.* ***1901.***
687b. — *Ueber Geschlechtsbestimmung. Sitzungsber. d. Naturforsch. Ges. zu Freiburg i. Br. Sitzung vom 12. November* ***1902.*** *S. a. Deutsch. med. Wochenschr. No. 48. p. 348.* ***1902.***
687c. **Pfeffer, W.** *Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuchungen aus dem Botanischen Institute in Tübingen. Bd. I.* ***1885.*** *S. a. Handbuch der Pflanzenphysiologie.*
688. **Plato, J.** *Zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Geschlechtsorgane. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. p. 640.* ***1897.***
689. **Prenant, A.** *Sur la signification de la cellule accessoire du testicule et sur la comparaison morphologique des éléments du testicule et de l'ovaire. Journ. de l'Anatomie et de la Physiol.* ***1891/92.***
690. — *Sur le protoplasme supérieur (Archoplasme, Kinoplasme, Ergastoplasme). Étude critique. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Année 35.* ***1899.***
690a. **Prevost et Dumas.** *Développement de l'œuf des Batraciens. Ann. Sc. natur. Sér. 1. T. II.* ***1824.***
691. **Rabl, K.** *Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems der Selachier. (2. Fortsetzung der „Theorie des Mesoderms".) Morphol. Jahrb. Bd. XXIV. p. 632.* ***1896.***
691 I. — *Homologie und Eigenart. Verhandl. d. Deutsch. Pathol. Gesellsch. Bd. II.* ***1899.***
691a. **Racovitza, E. G.** *Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes: Sepiola, Rossia et Octopus. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. CXVIII. p. 722.* ***1894.***
692. **Rauber, A.** *Der Ueberschuſs an Knabengeburten und seine biologische Bedeutung. Leipzig* ***1900.***
692a. — *Das Geschlecht der Frucht bei Graviditas extrauterina. Anat. Anzeiger. Bd. XVII. No. 23. p. 455.* ***1900.***

692b. **Rawitz, B.** *Versuche über Ephebogenesis. Arch. f. Entwickelungsmechanik. Bd. XI und Bd. XII. p. 454.* **1901.**
693. **Reddingius, R. A.** *Ueber Kernkörperchen. Virchow's Arch. f. pathol. Anatomie. Bd. CLXII. p. 206.* **1900.**
694. **Redeke, H. K.** *Onderzoekingen betreffende het urogenitalsystem der Selachiers en Holocephalen. Acad. Proefschr.* **1898.** *(87 pp.)*
695. **Regaud, Cl.** *Les glandes génitales. In: Traité d'histologie pratique de M. le Prof.* R e n a u t. *Lyon* **1899.**
695a. **Reichert, K. B.** *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Samenkörperchen bei den Nematoden. Müller's Archiv. p. 126.* **1847.**
696. **Ribbert, H.** *Ueber Transplantation von Ovarium, Hoden und Mamma. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VII. p. 688.* **1899.**
697. **Ritter, W., E.** *Diemyctylus torosus Esch. The life history and habits of the Pacific coast newt. Proc. Californ. Acad. Sc. 3. Ser. Vol. I. p. 73.* **1897.**
698. **Robin, Ch.** *Mémoire sur la production des cellules du blastoderme sans segmentation du vitellus chez quelques articulés. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris. T. LIV.* **1862.**
698a. **Rückert.** *Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Referat. S. „Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte", herausg. von* M e r k e l *u.* B o n n e t, **1893.**
699. **Rollinat, R., et Trouessart, E.** *Sur la reproduction des Chauves-Souris. Le Vespertilio murin (Vespertilio murinus Schreb.). Mém. Soc. Zool. de France. T. IX. p. 214.* **1896.**
699a. **Roux, W.** *Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. 2 Bände.* **1895.**
700. **Sajaitsky.** *Migratio ovi et seminis extrauterina. Med. Obosrenje. No. 2.* **1894.** *(Russisch.)*
701. **Salén.** *Ein Fall von Hermaphroditismus verus unilateralis beim Menschen. Verhandl. d. Deutsch. Pathol. Ges. 2. Tagung. p. 241. München* **1899.** *Berlin, Reimer.*
702. **Sangalli, G.** *L'ermafroditismo umano e le sue apparenze. Rendic. del R. Istit. lombardo di Sc. e Lettere. S. 2. Vol. XXVII. p. 98.* **1894.**
702a. **Saxer, Fr.** *Ein Beitrag zur Kenntnis der Dermoide und Teratome.* Z i e g l e r ' s *Beitr. zur pathol. Anat. u. allgem. Pathol. Bd. XXXI. p. 452.* **1902.**
703. **Schatz.** *Die erste Menstruation nach der Geburt. Verhandl. d. Ges. Deutscher Naturf. u. Aerzte in München.* **1899.** — *S. a. Deutsche Med. Wochenschr. No. 7.* **1900.**
704. **Schauinsland, H.** *Beiträge zur Biologie und Entwickelung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwickelung der Sauropsiden. Anat. Anz. Bd. XV.* **1899.**
705. **Schmey.** *Zur Theorie der Menstruation und zur Behandlung einiger Menstruationsstörungen. Therap. Monatshefte. Jahrg. 11. p. 93.* **1897.**
705a. **Schneider, A.** *Monographie der Nematoden. Berlin* **1866.**
705b. — *Ueber die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz. Bd. III. p. 19.* **1880.**
706. **Schneider, G.** *Ueber die Entwickelung des Geschlechtssystems bei Knochenfischen. (Ref.) 72 pp. St. Petersburg.* **1896.** *(Russisch.) Vorl. Mitt. deutsch in „Zool. Anz." Bd. XVII.* **1894.**
706a. **Schulze, F., E.** *Ueber Bau und Entwickelung von Sycandra raphanus Haeckel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl. p. 247.* **1875.**
706I. **Schultze, O.** *Was lehren uns Beobachtung und Experiment über die Ursachen männlicher und weiblicher Geschlechtsbildung bei Tieren und Pflanzen? Sitz.-Ber. der Physik. med. Ges. in Würzburg. Sitz. v. 13. Nov.* **1902.** *S. a. Deutsche med. Wochenschr. No. 51. p. 371. 18. Dez.* **1902.**
707. **Semon, R.** *1) Beobachtungen über die Lebensweise und Fortpflanzung der Monotremen. 2) Die Embryonalhüllen der Monotremen und Marsupialier. 3) Zur Entwickelungsgeschichte der Monotremen. Denkschriften d. Med.-naturw. Ges. zu Jena. Bd. V.* **1894.** *A. u. d. Tit.: Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. II.*
707a. **Semper, Ph.** *Ueber Ei- und Samenbildung bei Branchiobdella. Arbb. a. d. zool.-zootomischen Inst. in Würzburg. Bd. VII. p. 310.* **1885.**
707b. **Sobotta, J.** *Neuere Anschauungen über die Entstehung der Doppel(Miſs-)bildungen mit besonderer Berücksichtigung der menschlichen Zwillingsgeburten. Würzburger Abhandl. a. d. Gesamtgebiete d. prakt. Med. Bd. I. H. 4. 21 pp.* **1901.**
707c. **Spallanzani, L.** *Opuscoli di fisica animale e vegetabile; französ. von Senebier. Genf,* **1777.**
708. **Steffeck.** *Menstruation und Ovulation. Jahresber. f. Geburtshülfe u. Gynäkol. p. 459.* **1895.**

708I. **Stephan, P.** *De l'hermaphrodisme chez les Vertébrés. Ann. de la Faculté des Sciences de Marseille. T. XII. p. 23—157.* **1901.**

708II. — *Sur quelques adaptions fonctionelles des cellules génitales des poissons osseux. Bibliographie anatom. T. X. p. 121.* **1902.**

708III. **Strasburger.** *Cytologische Studien. Jahrb. f. wiss. Botanik. T. XVIII.* **1897.**

708a. **Strasser, H.** *Regeneration und Entwickelung. Rektoratsrede. Bern.* **1898.** *(Behandelt die Vererbungsfrage.)*

709. **Strassmann, P.** *Beiträge zur Lehre von der Ovulation, Menstruation und Conception. Arch. f. Gynäk. Bd. LII.* **1896.**

709a. **Van der Stricht, O.** *Le spermatozoide dans l'œuf de Chauve-souris (V. noctula). Verh. d. Anat. Ges. 16. Vers. Halle a. S. p. 163. Jena, G. Fischer.* **1902.**

710. **Sumner, Francis, B.** *Hermaphroditism in Rana virescens. Anat. Anz. Bd. IX. p. 694.* **1894.**

711. **Taruffi, C.** *Intorno l'ordinamento della Teratologia. Mem. 3. L'ermafroditismo. Boll. Sc. med. Anno 70. Vol. X. Ser. 7. p. 69.* **1899.**

712. **Thayer.** *Ovulation and menstruation not interdependent functions. The Journ. of the American med. Association. No. 6 u. 7.* **1901.**

712a. **Tourneux.** *Précis d'embryologie.* **1898.**

713. **v. la Valette St. George.** *Zwitterbildung beim kleinen Wassermolch (Triton taeniatus Schneid.). Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLV. p. 1.*

713I. — *Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner (Bombyx mori). Ibid. Bd. L. p. 751.* **1897.**

713a. **Vernon, H., M.** *The effect of Staleness of the sexual. — Cells on the Development of Echinoids. Proc. Royal Soc. London. Vol. LXV.* **1899.**

713b. **Vigier.** *Le nucléole, morphologie, physiologie. Thèse de Paris.* **1900.**

714. **Verworn, M.** *Allgemeine Physiologie. 2. Aufl. Jena.* **1897.**

715. **Voeltzkow, A.** *Ueber Biologie und Embryonalentwickelung der Krokodile. Sb. d. K. Preuſs. Akad. d. Wiss. zu Berlin. No. 23. p. 347.* **1893.**

715a. — *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. II. Die Bildung der Keimblätter von Podocnemis madagascariensis Grand. Abhandl. d. Senckenbergischen Naturf.-Ges.* **1901.**

716. — *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. III. Biologie und Entwickelung der äuſseren Körperform von Crocodilus madagascariensis Grand. Ibid. Frankfurt a. M. Bd. XXVI.* **1900.** — *IV. Keimblätter, Dottersack etc. Ibid.* **1901.**

717. **Wager, Harold.** *Die Sexualität der Pilze. Annals of Botany. Vol. XIII. p. 575.* **1899.**

717a. **Wagner, Rud.** *Erklärung, das Eindringen der Spermatozoen in das Innere des Säugetier-Eies betreffend. Zeitschr. f. ration. Med. N. F. Bd. IV. p. 404.* **1854.**

718. **Waldeyer, W.** *Das Becken. Fortsetzung von G. Joessel's Lehrbuch der topographisch-chirurgischen Anatomie. Bonn. Fr. Cohen. Insbes. pp. 634, 657, 676, 791, 921.* **1899,**

718a. — *Archiblast und Parablast. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. p. 1.* **1883.**

719. **Waldner, M.** *Färbung lebender Geschlechtszellen. Anat. Anz. 8. Jahrg. p. 564.* **1893.**

720. **Ward, R., H.** *Ovum in testis of a Lamprey. Amer. Month. Micr. Journ. Vol. XVIII. p. 213.* **1897.**

721. **Weill, L.** *Ueber die kinetische Korrelation der beiden Generationszellen. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org. Bd. XI. p. 222.* **1901.**

722. **Weismann, A.** *Ueber die Parthenogenese der Bienen. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 492.* **1900.** *Ferner Bd. XIX. p. 108.*

722a. — *Die Entwickelung der Dipteren im Ei nach Beobachtungen von Chironomus species, Musca vomitoria und Pulex canis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV.* **1864.**

723. — *Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwickelungsvorgänge im Insektenei. Festschrift f. J. Henle. Bonn, Fr. Cohen,* **1882.**

723a. — *Die Entstehung der Arten bei den Hydromedusen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. Mit 24 Taf. Jena.* **1883.** — *S. a. Biol. Centralbl. Bd. IV.* **1883.**

724. — *Die Kontinuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena, G. Fischer,* **1885.**

725. — *Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena. p. 628.* **1892.** *(Uebersetzung, New-York.* **1893.***)*

726. **Wheeler, W. M.** *The development of the urogenital organs of the Lamprey. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. XIII. p. 1.* **1899.**

726I. **Whitman, C. O.** *The inadequacy of the cell-theory of development. Journ. of Morph. Vol. VIII. p. 639.* **1893.**

726a. **Wilson, Edm., B.** *The cell in development and inheritance. II ed. London, Macmillan,* ***1900.***
726b. — *Amphioxus and the mosaic theory. Journ. of Morph. Vol. VIII. p. 579.* ***1893.***
726c. — *Experimental studies in cytology. I. A cytological study of artificial parthenogenesis in Sea-urchin Egg. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. p. 529.* ***1901.***
726d. **Winkler, H.** *Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. Nachr. d. K. Ges. d. Wiss. in Göttingen, Math. phys. Kl. p. 187.* ***1900.***
726e. — *Ueber Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVI. p. 753.* ***1901.***
727. **Zoja, R.** *Untersuchungen über die Entwickelung von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XLVII.* ***1896.***

Den Herren Prof. Dr. K. Benda, Dr. F. Hein, Dr. Fr. Kopsch, Dr. Fr. Meves und Geh. Rat Prof. Dr. Kny spreche ich für freundliche Unterstützung durch Präparate, Zeichnungen, Litteratur-Nachweise, sowie Hilfe bei den Korrekturen (Dr. F. Hein) besten Dank aus!

W.

Inhaltsverzeichnis.

Zweites Kapitel.

Eireife und Befruchtung.

Von

Professor **Richard Hertwig.**

I. Einleitung.

Die vielerlei Schwierigkeiten, welche der Untersuchung von Eireife und Befruchtung bei *Wirbeltieren* entgegenstehen, sind Ursache, daß wir von keiner einzigen Art eine erschöpfende, zusammenhängende Darstellung dieser so wichtigen Entwickelungsprozesse besitzen. Unsere Auffassungen, welche im Laufe der letzten 30 Jahre vom Wesen beider Vorgänge gewonnen worden sind, sind fast ausschließlich das Produkt von Beobachtungen und Experimenten, welche an wirbellosen Tieren, besonders an *Echinodermen* und *Würmern* angestellt wurden. Unter diesen Umständen empfiehlt es sich, ehe wir uns den an Wirbeltieren angestellten, mehr oder minder lückenhaften Untersuchungen zuwenden, eine zusammenhängende Darstellung vorauszuschicken, welche sich auf das Studium wirbelloser Tiere stützt.

Eireife und Befruchtung sind Prozesse, welche theoretisch scharf auseinandergehalten werden müssen; sie sind auch in der Natur öfters zeitlich in der Weise getrennt, daß die Eireife zu ihrem völligen Abschluß gelangt, ehe die Befruchtung einsetzt. Noch häufiger greifen jedoch beide Prozesse in ihrem Verlauf ineinander, indem die letzten Phasen der Eireife sich erst nach der Vereinigung von Ei und Spermatozoon abspielen, woraus es sich erklärt, daß man vorübergehend irrtümlich in der Auslösung der Eireife Zweck und Aufgabe der Befruchtung erblickte.

Das zu seiner vollen Größe herangewachsene Ei (Eimutterzelle, O. HERTWIG; Oocyte I. Ordnung, BOVERI; Vorei, WALDEYER) ist so lange noch als unreifes Ei zu betrachten, als es seinen ursprünglichen Kern, das Keimbläschen, enthält. Das Keimbläschen (Vesicula germinativa, PURKINJE'sches Bläschen) (Fig. 156I) ist ein Kern von ungewöhnlicher Größe, reich an Flüssigkeit (Kernsaft), durchsetzt von einem Netzwerk feiner Fäden, dem Liningerüst, umschlossen von einer festen Membran. Der wichtigste Bestandteil des Kernes, das Nuclein oder

Chromatin, ist bei Eiern verschiedener Tiere oder auf verschiedenen Entwickelungszuständen desselben Eies in sehr verschiedener Weise angeordnet. Als einfachsten Fall können wir betrachten, daß das Chromatin zu einem einheitlichen Körper, einem Nucleolus, zusammengeballt ist (vielfach Pseudonucleolus oder Karyosom genannt). An demselben muß man dann eine Grundlage, das Plastin CARNOY's, Pyrenin SCHWARZ's, Paranuclein O. HERTWIG's, von dem in die Grundlage eingebetteten eigentlichen Chromatin unterscheiden. Denn nicht selten sind beiderlei Substanzen räumlich gesondert, indem ein chromatisches Körperchen dem Plastin angefügt oder von ihm umschlossen ist. So entsteht der gemischte Nucleolus, Amphinucleolus WALDEYER's. Ein anderes Extrem der Kernbeschaffenheit ist gegeben, wenn das Chro-

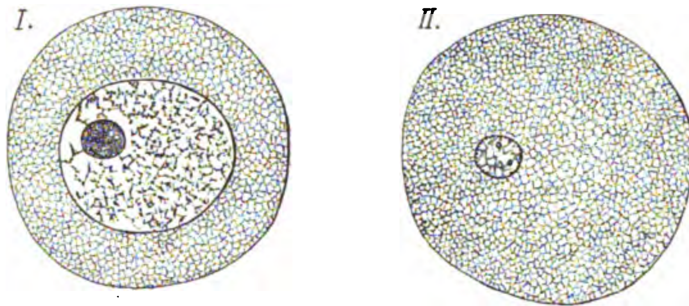


Fig. 156. Eier von *Strongylocentrotus lividus* (Seeigel). I. unreif mit uninucleolärem Keimbläschen, II. reif mit Eikern. Vergr. 350.

matin in Form feinster Körnchen dem Liningerüst zur Bildung eines „chromatischen Reticulum" eingelagert ist. Im Gerüst können dann noch größere, schwach färbbare Körperchen liegen, chromatinfreie, reine Plastinnucleoli, vielfach auch Nucleoli im engeren Sinne genannt. Bei großen dotterreichen Eiern endlich findet man viele, oft nach Hunderten zählende Nucleoli, welche durch große Färbbarkeit ausgezeichnet sind. Es ist noch immer strittig, ob bei diesen plurinucleolären Keimbläschen das Chromatin nur in den Nucleoli oder zum Teil in den Nucleoli, zum Teil im Kerngerüst enthalten ist (vergl. hierüber auch p. 264 u. f.)

Vergleichen wir mit dem unreifen Ei das reife (Fig. 156 II), so finden wir in ihm das Keimbläschen durch den Eikern (weiblichen Vorkern, pronucleus femelle) ersetzt, ein außerordentlich viel kleineres Bläschen, welches schwierig in der ansehnlichen Masse der Eizelle zu finden ist, zumal als es sich so gut wie gar nicht färbt. Daher konnte man lange Zeit an der Ansicht festhalten, daß das reife Ei kernlos sei und phylogenetisch das Stadium kernloser Organismen (Moneren) rekapituliere. Ueber die relativen Größenverhältnisse von Eikern und Keimbläschen können die ein reifes und ein unreifes Seeigelei bei gleicher Vergrößerung darstellenden Figuren 156 I u. II orientieren. Am Eikern unterscheidet man, abgesehen vom Kernsaft, ein Reticulum und Nucleoli. Trotz der geringen Färbbarkeit des Reticulums muß man annehmen, daß ausschließlich in ihm alles Chromatin in feinster Verteilung enthalten ist.

Die Umbildung des unreifen in das reife Ei erfolgt auf dem Wege der „Richtungskörperbildung". Das Keimbläschen rückt an die Oberfläche des Eies; seine Hauptmasse schwindet, wahrscheinlich

indem sie dem umgebenden Protoplasma beigemengt wird. Daß dabei Bestandteile nach außen entleert werden, ist nicht sehr wahrscheinlich. Was vom Keimbläschen erhalten bleibt, liefert die charakteristische Figur des in Teilung begriffenen Kernes, die Spindel (Fig. 157). Diese, die Richtungsspindel genannt (fuseau de maturation), tritt in zwei Modifikationen auf. Bei vielen Eiern (den Eiern der *Mollusken*,

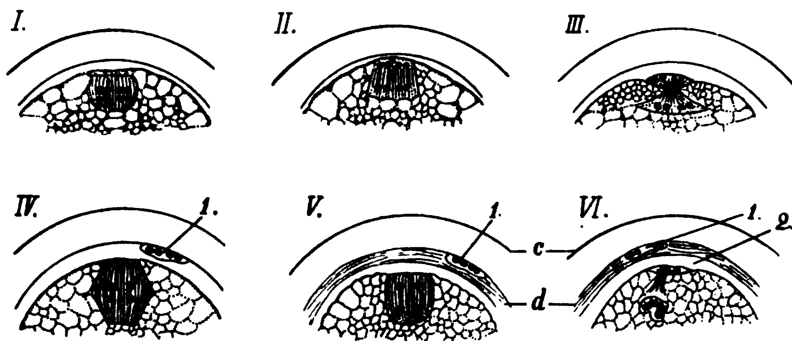


Fig. 157. Richtungskörperbildung von *Ascaris megalocephala*. I.—III. Bildung des ersten Richtungskörpers.. IV.—VI. Bildung des zweiten Richtungskörpers. *1* erster, *2* zweiter Richtungskörper (nach BOVERI).

Seesterne, vieler Würmer) sind die Spindelpole durch kleine Körperchen, die Centrosomen, bezeichnet; nach denselben konvergieren die Spindelfasern; sie sind zugleich Ausgangspunkt von Protoplasmastrahlung.. Bei anderen Eiern (z. B. den viel untersuchten Eiern von *Ascaris megalocephala*) fehlen die Centrosomen und mit ihnen die Strahlungen (Fig. 157). Die Spindelfasern verlaufen einander im wesentlichen parallel und verleihen dem Körper der Spindel eine tonnenförmige Gestalt. Die Richtungsspindel zeichnet sich außerdem aus durch eigentümliche Zahl und Beschaffenheit der Chromosomen, jener bald stab-, bald schleifenförmigen Körper, in denen das gesamte für die Weiterentwickelung bedeutungsvolle Chromatin enthalten ist.

Was zunächst die Zahl der Chromosomen anlangt, so weicht dieselbe von der Zahl der Chromosomen in den Gewebszellen ab. Wir wissen, daß die Zahl der im Laufe der Kernteilungen auftretenden Chromosomen für sämtliche Gewebszellen einer bestimmten Tierart die gleiche ist, z. B. für manche *Seeigel* 36, für *Artemia*, eine branchiopode Crustacee, 168. In der Richtungsspindel dagegen sind immer nur halb so viel Chromosomen vorhanden (in den erwähnten Fällen 18, 84).

Die Gestalt der Chromosomen ist öfters die gewöhnliche schleifenförmige. Sehr häufig findet man aber die so charakteristischen Tetraden oder Viererkugeln (Fig. 157). Von den 2 Chromosomen der *Ascaris megalocephala* z. B. besteht ein jedes aus 4 kugeligen Teilen, die in der Weise angeordnet sind, daß sie die Ecken eines Quadrats einnehmen. Die Viererkugeln lassen von vornherein zwei Auffassungen zu: die eine — welche hier angenommen worden ist — faßt jede Viererkugel als ein Chromosom auf, bei welchem eine Teilung in 4 Stücke vorbereitet ist; die andere erklärt jede einzelne Kugel für ein Chromosom, die Viererkugel für einen Komplex

von 4 Chromosomen. Die erstere Auffassung ist vorzuziehen, weil durch sie Uebereinstimmung erzielt wird mit den Fällen, in denen keine Viererkugeln, sondern gewöhnliche Chromosomen wie bei anderen Karyokinesen gebildet werden. Nur wenn man sie annimmt, gilt der oben aufgestellte Satz, daß die Zahl der Chromosomen in der Richtungsspindel nur halb so groß ist wie die Chromosomenzahl bei gewöhnlichen Karyokinesen. Die Viererkugeln sind dann als Produkte einer verfrühten Teilung aufzufassen. Wie es vorkommt, daß in einer Zelle die Kerne sich mehrmals teilen, ehe die Zellteilung erfolgt, so haben sich die Chromosomen zweimal hintereinander geteilt, ehe die Kernspindel die zugehörigen zwei Teilungen zu Ende durchgeführt hat. Der Verlauf der Richtungskörperbildung erweist die Berechtigung dieser Auffassung.

Wenn die Richtungsspindel in allen Teilen fertig ist, stellt sie sich in einen Eiradius derart ein, daß das eine Ende der Spindel in der Rindenschicht des Eies befestigt ist, das andere Ende nach dem Eicentrum schaut. Dann kommt es zu einer normalen Kernteilung und zugleich auch zur Zellteilung, welch letztere jedoch das Besondere hat, daß das eine Teilprodukt, der Richtungskörper, ganz außerordentlich klein ist, das andere Teilprodukt, für welches man gewöhnlich den Namen „Eizelle" bewahrt (I—III), fast alles Material der Mutterzelle für sich behält (Eitochterzelle, O. HERTWIG, Ovocyte II. Ordnung BOVERI). Auf die erste Richtungsteilung folgt ohne Ruhepause die zweite. Der nach Abschnürung des ersten Richtungskörpers im Ei verbleibende Rest der Spindel reorganisiert sich zur zweiten Richtungsspindel, welche genau die Anordnung der ersten Richtungsspindel gewinnt und die Bildung eines zweiten ebenfalls ungemein dotter- und plasmaarmen Richtungskörpers veranlaßt (IV—VI). Ist letzterer abgeschnürt, so reorganisiert sich aus dem Rest der zweiten Richtungsspindel der Eikern. Da in vielen Fällen sich inzwischen auch der erste Richtungskörper geteilt hat, so haben wir jetzt im ganzen 4 Zellen von ungleicher Größe, die reife Eizelle mit Eikern (Reifei, Ovium WALDEYER's) und 3 kleine Richtungskörper.

Fragen wir nun nach dem Schicksal der Chromosomen, welche gewöhnlich während der Richtungskörperbildung den Charakter leicht nachweisbarer selbständiger Elemente nicht verlieren, so wird das Material derselben vollkommen gleichmäßig auf die 4 Zellen unabhängig von deren Größe verteilt. Am schönsten ist dies zu erkennen bei den Pflanzen und Tieren, welche die charakteristischen Viererkugeln besitzen; in diesen Fällen hat zum Schluß jede Zelle eine der 4 Kugeln jedes Ausgangschromosoms. Bei der ersten Richtungsteilung war ein Paar Kugeln dem ersten Richtungskörper, das andere Paar der Eizelle zugeteilt worden. Bei der nächsten Teilung hatten sich die Paarlinge so eingestellt, daß ihre Trennungsebene mit der Aequatorialebene der Spindel zusammenfiel, d. h. sie hatten eine Drehung um 90° erfahren, so daß sie jetzt nach ihrer Orientierung im Vergleich zur Spindelachse nicht mehr neben-, sondern hintereinander gestellt waren. Damit wird bei der neu einsetzenden Karyokinese ihre Verteilung auf die Tochterzellen ermöglicht.

Das merkwürdige Verhalten der zu Viererkugeln differenzierten Chromosomen während der Richtungskörperbildung kehrt in gleicher Weise bei den Reifeteilungen der Samenbildungszellen wieder (vergl. p. 168) und ist somit ein den Sexual-

zellen eigentümlicher Charakter. Derselbe würde nichts Auffälliges haben, wenn man die oben schon ausgesprochene Ansicht vertritt, daß es sich um einen beschleunigten, der Kernteilung vorauseilenden, im übrigen aber vom gewöhnlichen nicht abweichenden Teilungsprozeß der Chromosomen handelt. Von vielen Seiten wird in der That der Erscheinung auch keine größere Bedeutung beigemessen. Von anderer Seite jedoch wird sie in Zusammenhang mit der zweiten Eigentümlichkeit, daß die Chromosomen in der Richtungsspindel in der Hälfte der Normalzahl auftreten, zum Ausgangspunkt wichtiger Theorien gemacht, welche viele Kontroversen hervorgerufen haben. Daß die Chromosomen der ersten Richtungsspindel, mögen sie nun zu Vierergkugeln differenziert oder vollkommen einheitlich sein, sich stets nur in der Hälfte der sonst für die Species charakteristischen Zahl vorfinden, ist ein notwendiges Korrelat zu den Vorgängen bei der Befruchtung, bei welchen, wie wir sehen werden, 2 Kerne sich vereinen und so ihre Chromosomen addieren. Damit nun die Befruchtung nicht zu einer schließlich ins Endlose anwachsenden Vermehrung der Chromosomen führe, darf jeder Geschlechtskern bei dem Befruchtungsakt nur die Hälfte der Chromosomen mitbringen. Man nennt das die Reduktion der Chromosomenzahl. Weismann bringt diese Zahlenreduktion in folgender eigentümlicher Weise mit der Richtungskörperbildung in Zusammenhang. Die bei Beginn der Reifung vorhandene, auf die Hälfte reduzierte Chromosomenzahl bedeute eine Pseudoreduktion. Jedes Chromosom sei hier ein Doppelchromosom und sei durch laterale Verschmelzung zweier einfacher Chromosomen entstanden. Die Bildung der Vierergkugeln sei durch zwei Teilungen von ganz verschiedenem morphologischem und physiologischem Wert bewirkt: 1) durch eine Längsteilung, welche, wie bei den gewöhnlichen Zellteilungen, die Trennung eines Mutterchromosoms in 2 gleichwertige Tochterchromosomen veranlasse (Aequationsteilung); 2) durch eine Querteilung, durch welche jedes Doppelchromosom wieder in seine zwei Einzelchromosomen zerlegt würde (Reduktionsteilung). Demnach würde die erste Richtungskörperteilung eine Zellteilung wie jede andere sein, dagegen nicht die zweite. Bei dieser würde eine Reduktionsteilung zu Ende geführt werden, indem in den zweiten Richtungskörper nicht Teilhälften von Chromosomen, sondern ganze Chromosomen übertreten würden und zwar die halbe Zahl aller vorhandenen Welche Konsequenzen diese Lehre von der Reduktionsteilung für die Theorie der Vererbung hat, kann erst nach Besprechung der Befruchtungsvorgänge erörtert werden. Die gesamte Theorie steht und fällt mit dem durch genaue Beobachtung zu erbringenden Entscheid, ob zur Bildung von Vierergkugeln 2 zweigeteilte Chromosomen miteinander verkleben, oder ob ein einheitliches Chromosom sich zweimal geteilt hat. Noch leichter wird wahrscheinlich der Entscheid in den Fällen zu erbringen sein, in denen keine Vierergkugeln gebildet werden, sondern schleifenförmige Chromosomen, die sich zweimal hintereinander teilen. Leider widersprechen in dieser Hinsicht die Beobachtungen einander, selbst Beobachtungen, welche an einem und demselben Untersuchungsobjekt angestellt wurden.

Die Reifeerscheinungen der Eier bilden, wie schon hervorgehoben wurde, ein Seitenstück zu den zwei rasch aufeinander folgenden Teilungen, welche aus einer Samenmutterzelle oder Sperma-

cyte 4 Spermatiden und später 4 Spermatozoen hervorgehen lassen. Die vorhandenen Unterschiede sind Folgeerscheinungen der verschiedenen Aufgaben, welche den beiderlei Sexualzellen mit Rücksicht auf die Erfordernisse der Befruchtung und der Embryonalentwickelung zugewiesen sind. Ein erster Unterschied, zugleich der am meisten in die Augen fallende, ist darin gegeben, daß bei der Spermatogenese alle 4 Teilprodukte als Spermatozoen Verwendung finden, bei der Ovogenese dagegen 3 rudimentär werden und zu Grunde gehen und nur eines zur Eizelle wird. Man kann daher die Richtungskörper als rudimentäre Eier auffassen; sie sind rudimentär, damit das eigentliche Ei die zu einer länger dauernden Entwickelung nötige Substanzmasse erhält. Diese Konzentration der Substanzmasse auf eines der 4 Teilprodukte ist um so notwendiger, als in der Befruchtung Momente gegeben sind, welche bei der Spermatogenese einen Einfluß im entgegengesetzten Sinne ausüben. Die Befruchtung setzt das Zusammentreffen von beiderlei Sexualzellen voraus; letzteres wiederum setzt voraus, daß mindestens eine der beiden Sexualzellen leicht beweglich ist, was am einfachsten durch kompendiöse Beschaffenheit zu erreichen ist. Die verschiedene Entwickelungsweise und Beschaffenheit der männlichen und weiblichen Sexualzellen und damit weiter die Differenzierung der beiden Geschlechter erweisen sich somit als Folgeerscheinungen einer Arbeitsteilung, welche sich auf accidentelle Vorgänge der Befruchtung bezieht, daß dem einen Komponenten die Beschaffung der für die Entwickelung nötigen Masse, dem anderen die Sorge für das Zustandekommen der Vereinigung der Sexualzellen zugewiesen wurde. Dagegen hat der Vorgang der Vereinigung der Sexualzellen, die Befruchtung selbst, wie wir später noch sehen werden, mit der Differenzierung des Geschlechts nichts zu thun. Zu dem gleichen Resultat haben auch die reichen Erfahrungen der Neuzeit über Befruchtung bei *Protozoen* geführt. Auf dieser niedersten Stufe organischer Entwickelung fehlt in der Regel der Gegensatz von „männlich“ und „weiblich“; bei der Befruchtung vereinigen sich Individuen, welche sexuell indifferent sind, d. h. noch keine specifisch männlichen und weiblichen Eigenschaften haben. Dagegen bildet sich ein sexueller Dimorphismus sofort aus, wenn besondere Lebensbedingungen — z. B. festsitzende Lebensweise bei *Vorticellinen* — es mit sich bringen, daß, um die Vereinigung zu ermöglichen, eine der beiden konjugirenden Zellen einen besonderen Grad der Beweglichkeit erlangen muß. Bei allen *Vorticellinen* bleiben gewisse Individuen, die Makrogameten, auf ihren Stielen seßhaft; andere teilen sich mehrmals rasch hintereinander und liefern Mikrogameten, welche sich ablösen, frei herumschwimmen und mit den Makrogameten behufs Befruchtung verschmelzen.

Ein zweiter Unterschied zwischen Ovogenese und Spermatogenese bezieht sich auf die Centrosomen. Diese „Teilorgane“ der Zelle sind während der zwei Reifeteilungen im Hoden vorhanden und werden schließlich in die Spermatozoen mit hinübergenommen, wo sie im Mittelstück oder Hals zu suchen sind (Spermacentrum). Dagegen fehlt dem reifen Ei unter gewöhnlichen Verhältnissen das Centrosoma (Ovocentrum). Das ist in den Fällen, in denen auch die Richtungsspindeln die Centrosomen vermissen lassen, nicht wunderbar. In-

dessen auch da wo die Richtungsspindeln Centrosomen besitzen, fehlt am Eikern das Ovocentrum, was nur so verstanden werden kann, daß die Centrosomen nach Ablauf der zweiten Richtungsteilung zu Grunde gehen.

Ein dritter Unterschied hat einige praktische Bedeutung, weil er modifizierend auf den Verlauf der **Befruchtung** einwirkt, auf deren Besprechung wir hierdurch übergeleitet werden. Die Reifeteilungen der Spermatocyten werden noch im Hoden zu Ende geführt; meist nehmen die Samenzellen auch schon im Hoden die Form der Spermatozoen an, und nur selten wird dieser letzte Reifungsakt in den weiblichen Geschlechtswegen vorgenommen, wie z. B. bei den Samenzellen der *Ascariden*, welche die charakteristische Zuckerhutform erst in den Oviducten des Weibchens erreichen. Dagegen wird die Eireife nur selten (*Seeigel*) im Ovarium beendet; gewöhnlich wird sie hier nur vorbereitet, macht dann Halt und bedarf des Anreizes der Befruchtung, um abgeschlossen zu werden. Bei *Wirbeltieren* fällt diese Ruhepause, in welcher die Besamung vollzogen wird, in die Zeit zwischen Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers, bei *Mollusken*, *Insekten* und manchen *Würmern* in die Zeit nach Bildung und Einstellung der ersten Richtungsspindel; ja, es kann sogar vorkommen (*Nereis*, *Ascaris*), daß zur Zeit, in welcher die Spermatozoen in das Ei gelangen, noch das Keimbläschen besteht. Eine merkwürdige Anpassungsfähigkeit bekundet das Ei von *Asterias glacialis*, insofern man es hier in der Hand hat, die Besamung zu ganz verschiedenen Zeiten der Eireife auszuführen. Mögen die Spermatozoen auf dem Keimbläschenstadium, dem Stadium der Richtungsspindel oder des Eikerns in das Ei eindringen, stets resultiert eine normale Entwickelung. Dagegen ergeben sich dann Unterschiede im Verhalten des Samenkerns. Man kann hier an demselben Objekt Unterschiede im Aussehen des Samenkerns hervorrufen, wie sie bei verschiedenen Objekten vorkommen und durch den wechselnden Zeitpunkt der Befruchtung hervorgerufen werden, Unterschiede, welche wir bei der folgenden Darstellung des Befruchtungsprozesses berücksichtigen müssen.

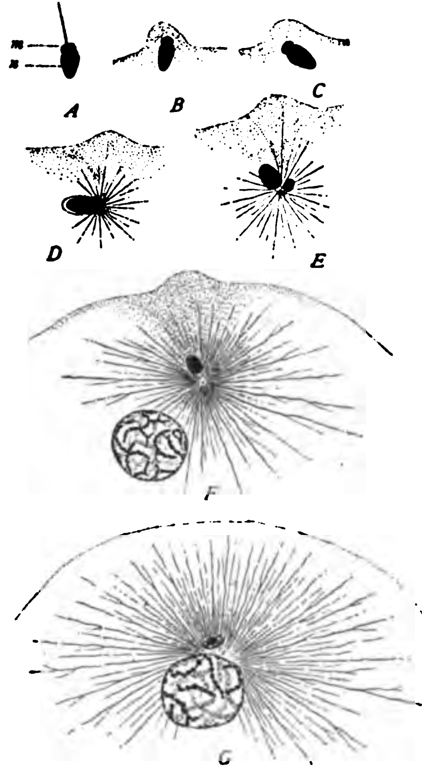


Fig. 158. Befruchtung des Eies von *Strongylocentrotus lividus* (nach Wilson). A—E Vergr. 1200, F, G Vergr. 600. A Spermatozoon, *n* Kopf, *m* Mittelstück, Schwanzfaden nur zum Teil dargestellt. B—E oberflächlichste Eischicht mit eingedrungenem Spermatozoon, welches eine Drehung um 180° erfährt und um dessen Mittelstück sich Strahlung entwickelt. F, G allmähliche Annäherung und Vereinigung von Spermakern und Eikern, Zunahme der Strahlung.

Bei den Eiern der *Seeigel*, bei welchen beide Richtungskörper noch im Ovar gebildet werden und bei der Eiablage in demselben zurückbleiben, verläuft die Befruchtung in folgender Weise. Die Eier sind von einer zarten, der Oberfläche dicht anschließenden Gallerthülle umgeben. Wir wollen dieselbe, da sie im Ovar als ein Ausscheidungsprodukt des Follikelepithels entsteht, „Chorion“ nennen im Gegensatz zu der Dotterhaut, die wir sogleich noch als eine Ausscheidung des Eies kennen lernen werden. Wenn Eier und Spermatozoen im Meerwasser zusammentreffen, so dringen letztere in großer Menge in das Chorion an beliebigen Stellen ein; in das Ei selbst gelangt jedoch nur 1 Samenfaden und von demselben auch nur Kopf und Mittelstück (Hals), während der Schwanzfaden draußen zurückbleibt. Das Eindringen weiterer Spermatozoen wird schon dadurch unmöglich gemacht, daß, sowie ein Samenfaden die Verbindung mit der Eizelle bewirkt hat, diese auf ihrer gesamten Oberfläche eine feste Hülle, die für weitere Spermatozoen undurchdringliche Dottermembran, ausscheidet. Von der Dottermembran zieht sich das Ei zurück, indem es sein Volumen nicht unerheblich verkleinert und zugleich eine weiche, durch Wasseraufnahme quellende Substanz, wahrscheinlich Gallerte in den Zwischenraum ausscheidet. Das Eiplasma erfährt somit eine Veränderung, welche auch darin zum Ausdruck kommt, daß es sich intensiver färbt als das Plasma nicht befruchteter, im übrigen aber gleich behandelter Eier. Diese qualitative Veränderung der Eizelle würde für sich allein schon genügen, um das Eindringen weiterer Spermatozoen zu verhindern, was dadurch bewiesen wird, daß Spermatozoen in ein befruchtetes Ei nicht eindringen, auch wenn sie zwischen die Oberfläche und die Dottermembran gelangt sind, oder wenn ihnen durch mechanische Zerstörung der letzteren der Zugang eröffnet worden ist. Alle diese Vorkehrungen sind Ursache, daß die normale Befruchtung des Seeigeleies „monosperm“ ist, d. h. nur von einem Spermatozoon bewirkt wird.

Die Stelle, an welcher das befruchtende Spermatozoon eingedrungen ist, markiert sich durch einen kleinen, zungenförmigen Protoplasmafortsatz, welcher Befruchtungshügel (cône d'exsudation Fol) heißt, aber eine vorübergehende Bildung ist, indem er sehr bald wieder eingezogen wird. Er muß von einer anderen Struktur unterschieden werden, welche beim Seeigelei nicht beobachtet werden konnte, wohl aber beim Ei eines Seesterns, *Asterias glacialis*, dem „cône d'attraction“. Dieser geht dem Eindringen des Spermatozoon voraus und ist eine Protoplasmazunge, welche vom Ei dem befruchtenden Spermatozoon entgegengesandt wird und ihm als Eintrittspforte dient. Die Lage der letzteren wird vom Zufall bestimmt, da jede Stelle der Eioberfläche für den Eintritt von Spermatozoen gleichmäßig geeignet ist. Die Eintrittsstelle wird ferner dadurch deutlich, daß unter ihr der Kopf des Spermatozoons durch Reagentien nachgewiesen werden kann und daß am lebenden Ei die Spermastrahlung auftritt. Die Spermastrahlung entsteht im Umkreis des Mittelstückes, indem zu ihm das Protoplasma eine radiale Anordnung gewinnt. Beim Eindringen lag das Mittelstück hinter dem Kopf, dem Spermakern (O. Hertwig). Während die Strahlung sich entwickelte, ist es, indem der gesamte Spermakomplex eine Drehung um 180° erfuhr, vor den Spermakern zu liegen gekommen, und in dieser Anordnung — Mittelstück mit Strahlung

nach dem Centrum, der Samenkern nach der Peripherie gewandt — rückt das Spermatozoon in die Tiefe, bis es nahe dem Eicentrum mit dem Eikern zusammenstößt, welcher bis dahin seine periphere Lagerung beibehalten hatte, durch die Wanderung des Spermakerns nun aber ebenfalls zur Ortsveränderung veranlaßt wird. Straße des Eikerns und Straße des Samenkerns sind nicht gerade Linien, sondern beschreiben konvergierende Bogen (WILSON). Wenn Ei- und Spermakern sich vereinigt haben, ist die Befruchtung vollzogen.

Der Eikern ist vor der Vereinigung und während derselben ein sich so gut wie gar nicht färbendes Bläschen mit mehreren Nucleoli, der Spermakern ein kompakter, stark färbbarer, außerordentlich viel kleinerer Körper. Nach ihrer Vereinigung sind die Substanzen beider eine Zeit lang noch deutlich unterscheidbar. Später schwindet der Unterschied; es entsteht ein einheitlicher Furchungskern, und dieser wandelt sich zur Furchungsspindel um, an welcher man nicht mehr erkennen kann, was von derselben auf den Samenkern, was auf den Eikern zurückführbar ist. Die mit dem Spermakern herangetretene Strahlung hat sich in zwei Strahlungen gesondert, die an zwei opponierte Punkte des Furchungskerns getreten sind, um hier die Pole der allmählich sich entwickelnden Kernspindel zu liefern. Es ist sehr wahrscheinlich, wenn auch nicht durch Beobachtung außer Zweifel gestellt, daß ein im Centrum der Samenstrahlung von Anfang an vorhandenes Centrosoma, das Spermacentrum, durch seine eigene Teilung die Teilung der Samenstrahlung verursacht hat, daß die beiden Centrosomen, welche man an den Enden der Spindel findet, Abkömmlinge des Spermacentrums sind. Dagegen kann es jetzt als ausgeschlossen bezeichnet werden, was vor längerer Zeit FOL behauptet hat und was damals großes Aufsehen erregte, daß auch ein Ovocentrum vorhanden ist, welches sich unabhängig vom Spermacentrum teilt, so daß erst durch Verschmelzung der Teilprodukte von Sperma- und Ovocentrum die einheitlichen Centrosomen der Furchungsspindel entstehen würden.

Das hier entworfene Bild des Befruchtungsprozesses wird erheblich vervollständigt durch unsere Erfahrungen an Eiern, bei welchen die Spermatozoen eindringen, sei es vor, sei es während der Richtungskörperbildung. Allen diesen Fällen ist gemeinsam, daß der Samenkern eine längere oder kürzere Zeit, nämlich die Zeit über, in welcher die Eireife zu Ende geführt wird, im Eiplasma verweilen muß, ehe er sich mit dem Eikern vereinigen oder in die Bildung der Furchungsspindel einbezogen werden kann. Dies hat zur Folge, daß er zu einem Bläschen anschwillt, offenbar nur durch Aufnahme von Flüssigkeit. Denn in gleichem Maße, als er sich vergrößert, nimmt seine Färbefähigkeit ab. Wenn schließlich der Eikern nach Abschnürung der Richtungskörper fertiggestellt ist, sind beide Kerne, soweit unsere Hilfsmittel der Erkenntnis uns eine Einsicht ermöglichen, prinzipiell vollkommen gleich groß und von gleicher Struktur, Bläschen mit Kernnetz und einigen Nucleoli. Nur die intimste Kenntnis der Lageverschiebungen kann dann ermöglichen, an besonderen Merkmalen der Lagerung, dagegen nicht der Struktur Ei- und Samenkern von einander zu unterscheiden. Auch dann kann noch Verschmelzung beider Kerne eintreten, ehe die Furchungsspindel entsteht. In extremen Fällen jedoch, wie ein solcher durch die Eier von

Ascaris megalocephala gegeben ist, kann das Stadium der Kernverschmelzung übersprungen werden; bei *Ascaris megalocephala*, bei welcher zur Zeit der Befruchtung noch das Keimbläschen vorhanden ist, wird das Material der beiden unverschmolzenen Kerne direkt in die Furchungsspindel aufgearbeitet. Das gilt vor allem für die Chromosomen, welche in einem jeden Kern getrennt entstehen, in gleicher Anzahl und Größe im Samen- wie Eikern, in einem jeden halb so viel, als in der Furchungsspindel angetroffen werden. Die Chromosomen der Furchungsspindel stammen somit zur Hälfte vom Eikern, zur anderen Hälfte vom Samenkern ab (v. Beneden, Boveri).

Das Studium der *Ascaris*-Eier ist noch nach einer anderen Richtung für unsere Anschauungen vom Befruchtungsprozeß von Bedeutung geworden. Beim Seeigelei läßt sich gut verfolgen, daß mit dem Spermatozoon eine Strahlungen auslösende Substanz dem Ei einverleibt wird. Diese Substanz stammt vom Mittelstück des Spermatozoons ab und enthält wahrscheinlich ein Centrosoma, dessen weiteres Schicksal noch nicht ganz klar ist. Das *Ascaris*-Ei liefert in gewisser Hinsicht auch hier wieder eine Ergänzung. Zur Zeit, wo die beiden Geschlechtskerne zu Bläschen von gleicher Größe und Beschaffenheit geworden sind, tritt im Ei ein Centrosoma auf, dessen Rückführung auf das Spermatozoon bisher noch nicht geglückt ist. Auch hat man im Spermatozoon vor dem Eindringen in das Ei bisher noch kein Centrosoma finden können. Dagegen ist das weitere Schicksal des Centrosoma von dem Moment ab,

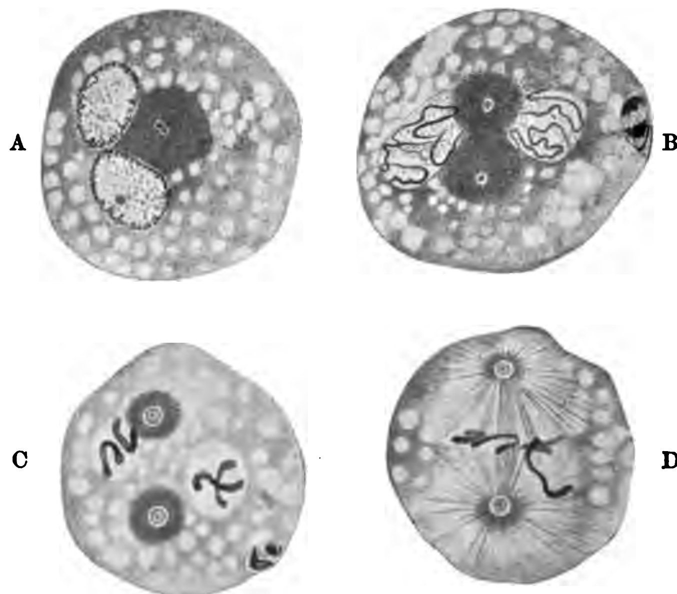


Fig. 159. Befruchtung von *Ascaris megalocephala* (nach Boveri). A Centrosoma in Teilung, daneben Eikern und Samenkern. B Die beiden Tochtercentrosomen rücken auseinander, in Eikern und Samenkern entwickeln sich die Chromosomen. C Eikern und Samenkern lösen sich auf, in jedem 2 Chromosomen. D Furchungsspindel mit 4 Chromosomen. In B und C ist ein Richtungskörper sichtbar.

wo es im Ei sichtbar wird, völlig klargelegt: es teilt sich in zwei Tochtercentrosomen, welche, auseinanderweichend, Protoplasmastrahlung und die Spindelbildung veranlassen, wobei sie selbst die Spindelpole bezeichnen.

Die in ihren Grundzügen hier referierten Beobachtungen über die Befruchtung wirbelloser Tiere haben ein sicheres Fundament für unsere Auffassungen vom Wesen der Befruchtung geliefert. In erster Linie müssen wir betonen, daß bei der Befruchtung zweierlei Erscheinungen kombiniert sind, die nicht notwendig zusammengehören und daher auch getrennt vorkommen und in den feineren Vorgängen des Befruchtungsprozesses auch auseinander gehalten werden können.

1) Die Befruchtung ist Entwickelungserregung. Die bis dahin teilungsunfähigen Eier werden durch den Zutritt des Spermatozoons zu Teilungen angeregt und liefern so ein neues Tier.

2) Die Befruchtung ist die Verschmelzung zweier bis dahin getrennter Zellorganisationen, des Eies und des Spermatozoons, zu einer kombinierten Zelle, welche die Eigenschaften beider Zellen in sich vereinigt.

Je nachdem man bei der Definition der Befruchtung auf den einen oder den anderen Vorgang den Nachdruck legt, kommt man zu ganz verschiedenen Definitionen. Die eine Definition erblickt das Wesentliche der Befruchtung in der durch das Spermatozoon bewirkten Einführung eines Teilungsorgans, des „Centrosoma“, in das Ei, die andere dagegen definiert die Befruchtung als die Vereinigung zweier Geschlechtskerne (O. Hertwig).

Die erstere Definition entspricht der üblichen Vorstellung, daß die Befruchtung die Aufgabe habe, das Ei zur Entwickelung anzuregen und so die Bildung eines jungen Tieres zu ermöglichen. In der That scheint auch unter normalen Verhältnissen der Anreiz zur Entwickelung bei der geschlechtlichen Fortpflanzung nur dadurch herbeigeführt zu werden, daß in das Ei, welches kein Teilungsorgan, kein Centrosoma besitzt und daher teilungsunfähig geworden ist, ein neues Centrosoma durch das Spermatozoon eingeführt wird. Beim Studium der Seeigelbefruchtung hat man nämlich ab und zu beobachtet, daß die beiden in das Ei gelangenden Bestandteile des Spermatozoons, der Samenkern und das die Strahlung verursachende Mittelstück (Spermacentrum), sich voneinander trennten und nur letzteres die Verbindung mit dem Eikern erreichte (Boveri). Dann trat, zunächst wenigstens, ohne Beteiligung des Samenkerns eine normale Entwickelung ein. Dies zeigt, daß eine Vereinigung der beiden Kerne zur Auslösung der Entwickelung nicht notwendig ist. Zu demselben Resultat wird man durch ein zweites Experiment geführt. Man kann ein reifes aber noch nicht befruchtetes Seeigelei künstlich in zwei oder mehr Stücke teilen, ein den Eikern enthaltendes und ein oder mehrere kernlose Stücke. Beide Stücke sind befruchtungsfähig und beginnen sich zu teilen (Hertwig). Setzt man nun vorsichtig Samen hinzu, so daß in jedes Stück nur je ein Spermatozoon eindringen kann, so entwickeln sich beiderlei Stücke zu normalen Larven weiter, sowohl das eine, bei dem es zur Vereinigung von Ei- und Spermakern gekommen ist, als auch das oder die anderen, welche nur einen Spermakern besitzen (Boveri). Für die Erscheinung wurde der Name Merogonie eingeführt

(Delage). Den beiden auf experimentellem Wege hervorgerufenen Entwickelungsvorgängen ist gemeinsam, daß das Ei sich normal weiterentwickeln kann, auch wenn an der Eifurchung sich nur ein Geschlechtskern beteiligt, sei es der Eikern, sei es der Samenkern. Es ist nur nötig, daß in das Ei ein Centrosoma eingeführt wird. Daraus muß man folgern, daß Eikern und Samenkern Vollkerne sind, d. h. Kerne, welche — ein jeder für sich — alle zum Entwickelungsleben nötigen Grundeigenschaften besitzen, daß sie keine Halbkerne sind, welche sich erst bei der Befruchtung zu einem Vollkern ergänzen (Van Beneden). Daher ist auch die noch immer in der entwickelungsgeschichtlichen Litteratur weit verbreitete Bezeichnung, welcher die Lehre von den Halbkernen zu Grunde liegt, „pronucleus mâle, männlicher Vorkern" und „pronucleus femelle, weiblicher Vorkern" (Van Beneden) zu beanstanden. Unsere bisherigen Erfahrungen geben uns nicht einmal das Recht, von geschlechtlich differenzierten Kernen, von männlichen und weiblichen Kernen zu reden, sondern nur von Kernen, Eikern und Samenkern, welche von sexuell differenzierten Zellen, meist auch von sexuell differenzierten Individuen stammen.

Nachdem wir gesehen haben, daß die Entwickelungserregung von der Konjugation des Ei- und Samenkerns unabhängig ist und nur durch die Einführung des Spermacentrums veranlaßt wird, gilt es, zu entscheiden, ob in ihr das Charakteristische der Befruchtung, durch welche sie sich von anderen Formen der Entwickelung unterscheidet, gegeben ist. Hier muß nun betont werden, daß die bei der Befruchtung durch das Spermacentrum ausgelöste Entwickelungserregung anderweitig vermittelt werden kann. Das ist bei der Parthenogenesis der Fall; bei derselben entwickelt sich das Ei ohne jeden Bestandteil des Spermatozoons aus eigenem innerem Antrieb. Leider wissen wir nichts Sicheres darüber, was dann die Wirkung des Spermacentrums ersetzt. Wir wissen zwar, daß in den meisten Fällen von Parthenogenesis nur ein Richtungskörper abgeschnürt wird, daß das Kernmaterial des zweiten sich entweder überhaupt nicht vom Eikern sondert, oder, wenn es geschehen sein sollte, wieder mit dem Eikern verschmilzt. Indessen diese Einrichtung hat nur den Zweck, den mit der Richtungskörperbildung einhergehenden Substanzverlust des Eikerns, die bei der Befruchtung mit Rücksicht auf die Einführung eines neuen Kernes nötige, ohnedem aber überflüssige Chromatinreduktion zu vermeiden; sie steht mit der für die Parthenogenese charakteristischen spontanen Entwickelungsfähigkeit des Eies in keinem engeren ursächlichen Zusammenhang. Es werden demgemäß auch Fälle von Parthenogenesis beschrieben, bei denen es zur Bildung eines zweiten Richtungskörpers kommt.

Aehnliche Vorgänge, wie man sie in der Natur bei der Parthenogenesis beobachtet, kann man auch künstlich hervorrufen. In der Neuzeit ist durch ganz überraschende Experimente bewiesen worden, daß Eier, welche vollkommen ausgereift sind, alle Richtungskörper gebildet haben und demgemäß den Eikern enthalten, welche in der Natur sich nicht weiter entwickeln würden, durch Reagentien zu Teilungen angeregt werden können. Eine geringe Teilfähigkeit findet sich bei *Seeigel*-Eiern, welche mit Strychninlösung behandelt wurden (R. Hertwig); sie wird gesteigert, so daß das Morulastadium erreicht wird, wenn an Stelle der Strychninlösung Extraktivstoffe des Sperma

benutzt werden (PIERI, WINKLER). Die Entwickelung führt zur Bildung von ganz normalen Plutei (Seeigellarven), wenn Seeigeleier 2 Stunden lang in einer Mischung von gleichen Teilen Meerwasser und einer Chlormagnesiumlösung $\left(\frac{10}{8}n\right)$ verweilen und dann in reinem Seewasser weiter kultiviert werden (LOEB). Die feineren Vorgänge bei der durch Chlormagnesium hervorgerufenen künstlichen Parthenogenese sind noch nicht bekannt. Untersuchung der mit Strychnin behandelten Eier macht es wahrscheinlich, daß der Eikern zuvor behufs Einleitung des Furchungsprozesses ein Centrosoma neu bildet. Wie dem auch sei, die Erfahrungen lehren, daß der Anreiz zur Entwickelung, wie er gewöhnlich durch die Befruchtung hervorgerufen wird, durch rein chemische Einwirkungen ersetzt werden kann. Dieses Resultat hat bei genauer Ueberlegung nichts Ueberraschendes. Die Entwickelung eines Organismus aus dem Ei ist nichts anderes als eine Succession zahlloser Zellteilungen. Es liegt daher kein Grund vor, für dieselbe wesentlich andere Bedingungen zu erwarten als bei jeder Zellteilung. Nun wissen wir aber, daß zur Zellteilung die Anwesenheit eines Centrosoma weder in allen Fällen nötig ist — das lehren die meisten *Protozoen* — noch daß seine Anwesenheit allein genügt, um Teilung hervorzurufen – das lehrt uns jede trotz vorhandenem Centrosoma im Ruhezustand befindliche Zelle. Vielmehr muß ein bestimmter Gleichgewichtszustand der Zelle, ihres Kernes und Protoplasmas erreicht sein, ein Zustand, der bei Gewebszellen in hohem Grade von der Ernährung, also von chemischen Veränderungen abhängt. Warum sollte nicht in gleicher Weise auch die Teilfähigkeit der Eizelle durch chemische Agentien herbeigeführt werden können?

Das Manuskript zu dem die Befruchtung behandelnden Kapitel wurde im Frühjahr 1901 abgeliefert und im Herbst der Satz begonnen, Da der Satz in Fahnen stehen bleiben mußte, habe ich Gelegenheit, hier noch vor der Drucklegung neuere Untersuchungen über die künstliche Parthenogenese des Seeigeleies einzuschalten[1]*). Dieselben stammen zum Teil von Wilson (1901), zum Teil wurden sie von Herrn Wassilieff im zoologischen Institut der Universität München angestellt. Durch sie wurde bewiesen, daß bei der Chlormagnesiumbehandlung Centrosomen vom Ei neugebildet werden (Wilson, Wassilieff). Die Teilung der Eier erfolgt daher in derselben Weise wie bei der Befruchtung, nur mit dem Unterschied, daß die Spindeln die halbe Zahl der Chromosomen des befruchteten Eies enthalten. Man kann nun aber auch regelmäßige Zwei-, Vier- und Achtteilungen durch anderweitige Agentien erhalten, abgesehen von dem schon erwähnten Strychnin noch durch Hyoscyamin und Nikotin (Wassilieff). In allen diesen Fällen wird die Spindel ohne Centrosomen gebildet, wie etwa bei vielen Reifungskaryokinesen. Bei den strychnisierten Eiern entstehen schließlich noch während der Metaphase Centrosomen an den Spindelpolen; bei den mit Nikotin und Hyoscyamin behandelten Eiern unterbleibt dieser Bildungsprozeß und die Teilungen werden ganz ohne Centrosomen zu Ende geführt.*

Wenn man die Fälle von künstlicher und natürlicher Parthenogenesis berücksichtigt, gelangt man zu dem Satz, daß die Ent-

1) Nachträgliche Einschaltungen in das Manuskript sind durch liegende Schrift; noch spätere durch Klammern gekennzeichnet.

wickelungserregung kein morphologischer Vorgang ist, d. h. kein Vorgang, der an ganz bestimmte, nur bei ihr vorkommende morphologische Einrichtungen geknüpft ist. Daraus folgt aber nicht, daß auch die Befruchtung kein morphologischer Vorgang ist, vielmehr kann daraus nur gefolgert werden, daß in den bisher besprochenen, bei der Befruchtungslehre lange Zeit in den Vordergrund gestellten Erscheinungen nicht das Wesentliche der Befruchtung gegeben ist. Wir werden so zu der zweiten Auffassung der Befruchtung geführt, welche das Charakteristische des Vorganges in der Verschmelzung zweier Zellorganisationen zu einer neuen Organisation erblickt, eine Verschmelzung, die in der Vereinigung von Ei- und Samenkern ihren Abschluß findet. Von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet ist die Befruchtung ein morphologischer Vorgang in dem Sinne, wie oben dieser Begriff erläutert wurde, zugleich ein Vorgang von ebenso fundamentaler wie eigenartiger Bedeutung.

Daß die an zweiter Stelle gegebene Definition der Befruchtung die einzig mögliche ist, lehren vor allem unsere Erfahrungen an einzelligen Pflanzen und Tieren. Wir begegnen hier besonders bei *Protozoen* vielen typischen Befruchtungsvorgängen, welchen sogar die der Richtungskörperbildung vergleichbaren Reifeteilungen vorangehen, ohne daß mit ihnen ein Anreiz zur Entwickelung verbunden wäre. So endet die Konjugation der *Infusorien* mit einer echten Befruchtung; sie hat aber keinen unmittelbaren Einfluß auf die Vermehrung der Tiere, so daß man trotz des Nachweises der Befruchtung nicht von geschlechtlicher Fortpflanzung reden kann. Die Befruchtung vieler *Algen* und *Rhizopoden* führt zur Bildung von Dauersporen und damit zum Stillstand der Vermehrung. Wie es Entwickelungserregung ohne Befruchtung giebt (Parthenogenesis), so giebt es Befruchtung ohne Entwickelungserregung.

Indem wir die Befruchtung als Kernverschmelzung definieren, bringen wir sie mit einer anderen hochwichtigen, die geschlechtliche Fortpflanzung charakterisierenden Erscheinung in Zusammenhang, mit der Uebertragung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften auf das Kind, mit der Vererbung. Auch für die Vererbungslehre wurde durch die neueren Untersuchungen über Befruchtung eine sichere Grundlage gewonnen.

Wir wissen, daß die Kinder, im großen und ganzen genommen, in gleichem Maße dem Vater wie der Mutter gleichen, daß sie somit gleichviel väterliche wie mütterliche Eigenschaften besitzen. Bei allen Tieren ist der einzige materielle Zusammenhang zwischen Vater und Nachkommenschaft durch die Sexualzellen gegeben. Das Gleiche gilt für das weibliche Geschlecht bei allen Eier legenden und sich dann um die Eier nicht mehr kümmernden Tieren. So kann die Uebertragung der elterlichen Eigenschaften auf das Kind nur durch die Zeugungsprodukte vermittelt werden. — Die ganz gewaltigen Größenunterschiede, welche allgemein zwischen Ei und Samenfaden existieren, lassen es ganz ausgeschlossen erscheinen, daß die gesamte Substanz der Sexualzellen die Uebertragung vermittelt. Denn dann müßte die Vererbung ganz erheblich von der Diagonale zwischen väterlichen und mütterlichen Eigenschaften zu Gunsten der letzteren abweichen. Es muß in den Sexualzellen eine besondere Vererbungssubstanz vorhanden sein, welche in gleichen Mengen im Ei und Spermatozoon enthalten ist und für welche man den von Nägeli vorgeschlagenen Namen „Idioplasma“ angenommen hat.

Fragen wir nun, welche in den Zeugungsstoffen enthaltenen morphologischen Strukturen dem hier theoretisch konstruierten Idioplasma entsprechen, so werden wir auf die Kerne geführt, deren Größe vollkommen dieselbe ist, sofern sie sich auf gleichem Stadium der Entwickelung befinden. In den Kernen wiederum sind es deren wichtigste Bestandteile, die Chromosomen, welche hierbei allein in Frage kommen können. Denn abgesehen von einigen als Abnormitäten zu deutenden Fällen, treten, wie wir gesehen haben, die Chromosomen in vollkommen gleicher Größe und Zahl im Eikern und Samenkern auf. So ist die Forschung dazu geführt worden, mit einer ganz überwältigenden Wahrscheinlichkeit die Substanz der Chromosomen als die Vererbungssubstanz, als das Idioplasma zu deuten.

Aus diesen Ideengängen folgt von selbst als notwendige Konsequenz, daß bezüglich in der Zahl der zur Befruchtung verwandten Spermatozoen in der Natur keine Willkür herrschen kann, daß dem einzelnen Ei bei der Befruchtung stets ein Spermatozoon entsprechen muß, daß jede normale Befruchtung monosperm ist, jedes Eindringen vieler Spermatozoen, jede Polyspermie, abnorm sein muß. Damit stimmen denn auch alle Beobachtungen überein. Fast bei allen daraufhin untersuchten Tieren dringt in gesunde, lebenskräftige Eier nur ein Spermatozoon ein. Polyspermie entsteht, wenn Eier zu lange gelegen haben, ehe sie befruchtet wurden, und daher gelitten haben, oder wenn sie mit chemischen Agentien (Morphium, Chloral, Chloroform etc.) behandelt worden sind (HERTWIG). In diesen Fällen von „pathologischer Polyspermie“ kommt es zu keiner normalen Entwickelung. Vorübergehend schien zwar die Lehre von dem pathologischen Charakter der Polyspermie erschüttert zu sein, indem bei manchen dotterreichen Eiern es sich herausstellte, daß auch unter normalen Verhältnissen zahlreiche Spermatozoen eindringen. Es hat sich aber weiter herausgestellt, daß in diesen Fällen von „physiologischer Polyspermie“ immer nur ein Samenkern mit dem Eikern verschmilzt und die eigentliche Befruchtung nur von einem Spermatozoon vollzogen wird, während die übrigen Spermatozoen entweder zu Grunde gehen oder sich nur vorübergehend weiter entwickeln, ohne sich am Aufbau des Embryos zu beteiligen.

Bei der großen Bedeutung, welche man den Chromosomen als Trägern des „Idioplasma“ bei der Vererbungslehre zuschreibt, wird es verständlich, warum man so viel Mühe aufgewandt hat, um ihr Verhalten bei der Reife der Sexualzellen genau zu erforschen. Wir sahen, daß die Reifeteilungen zweierlei Deutungen erfahren haben. 1) Beide Reifeteilungen sind Teilungen, wie wir sie auch sonst in der Histologie beobachten; es sind Aequationsteilungen, bei welchen die Chromosomen in Teile gleicher Beschaffenheit halbiert werden. 2) Von den Reifeteilungen ist nur eine eine Aequationsteilung (zumeist die erste), die andere eine Reduktionsteilung (zumeist die zweite); bei letzterer werden die Chromosomen, welche Paarlinge sind, d. h. aus zwei seitlich verklebten Chromosomen bestehen, nicht in Tochterchromosomen geteilt, sondern wieder in Einzelchromosomen zerlegt, von denen die eine Hälfte dem Richtungskörper, die andere dem Ei zuerteilt wird. Verbindet man mit der zweiten Annahme die Hypothese, daß die einzelnen Chromosomen eines Kernes für die organologische Differenzierung zwar gleichen Wert besitzen, gleichwohl aber untereinander

nicht vollkommen gleich sind, daß das eine Chromosom bestimmte individuelle Charaktere besitzt, welche dem anderen fehlen, dann würde durch eine Reifeteilung, welche Reduktionsteilung ist, der Verlauf der Vererbung beeinflußt werden. Eine Geschlechtszelle würde, je nachdem bei ihr die einen oder die anderen Chromosomen entfernt werden, mit einem verschiedenen Bestande von Eigentümlichkeiten am Aufbau des neuen Organismus beteiligt sein [1]).

So würde sich die Möglichkeit ergeben, daß zwei von demselben Elternpaar stammende Organismen sich voneinander mehr oder minder unterscheiden, je nachdem bei den Reduktionsteilungen die Elimination von Chromosomen sich in ähnlicher oder verschiedener Weise vollzogen hat. Die Reduktionsteilung würde eine Quelle der Variabilität werden und damit auch der Auslese mittels des Kampfes ums Dasein wichtige Angriffspunkte liefern. Hier ist der Punkt gegeben, durch den die Lehre vom Verlauf der Befruchtung und der Reife der Geschlechtszellen Bedeutung für die Lehre von der Umbildung der Arten gewonnen hat.

Ehe wir die Besprechung der Chromosomen verlassen, müssen wir noch zwei weitere Theorien erörtern, zu denen ihr Verhalten Veranlassung gegeben hat. Die eine dieser Theorien ist die Individualitätslehre der Chromosomen, die andere die Lehre von der Amphimixis oder der Conjugation der Chromosomen. Erstere bezieht sich nicht nur auf die Reifeteilungen, sondern alle Karyokinesen vielzelliger Organismen. Bei der Vermehrung der Keimzellen, bei der Teilung aller Gewebszellen und Furchungszellen alternieren Zustände des Kernes, in welchen die Chromosomen entwickelt sind (Zeit der Karyokinese), und solche, in denen man sie nicht mehr erkennen kann (Zeit zwischen zwei Karyokinesen). Die Frage ist: was ist das Schicksal der Chromosomen in der Zwischenzeit zwischen zwei Karyokinesen? Hier sind im Extrem zwei Möglichkeiten gegeben: 1) Die Chromosomen erhalten sich so, wie sie als Tochterchromosomen aus der letzten Teilung hervorgegangen sind, während der Zeit der Kernruhe und liefern die Mutterchromosomen der nächsten Karyokinese; ihre einzige Veränderung ist ihr Wachstum. Wenn man sie nicht nachweisen kann, so erklärt sich das aus der Auflockerung ihrer Struktur, welche Ursache ist, daß sie sich nicht mehr gut färben lassen. 2) Die Chromosomen lösen sich nach Ablauf jeder Teilung auf, ihr Material mischt sich mit dem Material anderer Chromosomen so vollständig, daß bei jedem Teilungsakt neue Chromosomen organisiert werden müssen. In diesem Falle ist es sehr wohl denkbar, man kann sogar sagen wahrscheinlich, daß die neu entstehenden Chromosomen nicht genau die gleiche Zusammensetzung wie die alten haben werden, daß Teilchen, welche ursprünglich in einem Chromosom waren, in ein anderes übertreten werden.

Abgesehen von den Reifeteilungen des Eies und der Spermatozoen, bei welchen für sehr viele Fälle die Persistenz der Chromosomen

1) Durch das Studium mehrpoliger Mitosen ist neuerdings BOVERI (Verh. Phys. med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 35) zu dem Resultat gekommen, daß im Seeigelei die einzelnen Chromosomen für die organologische Differenzierung verschiedenen Wert besitzen, daß daher das Ausfallen bestimmter Chromosomen entsprechende Defekte in der Organbildung zur Folge haben muß. Hiermit würde sich die Lehre von der Reduktionsteilung schwerlich vereinigen lassen.

erwiesen ist, welche aber zu viele Besonderheiten haben, als daß man von ihnen aus allgemein giltige Schlüsse ziehen könnte, liegen beweisende Beobachtungen weder für die eine noch für die andere der beiden besprochenen Möglichkeiten vor. Unmittelbar vor und nach den Reifeteilungen begegnen wir Ruhezuständen der Kerne (Stadium des Keimbläschens, Stadium des Eikerns für das weibliche, Kern der Spermatocyten, Spermakern für das männliche Geschlecht), während deren wir über das Schicksal der Chromosomen im Ungewissen sind. Für den Eikern und Samenkern gilt das Gesagte allgemein, für das Keimbläschen einiger Wirbeltiere glauben manche Forscher den Zusammenhang zwischen den Chromosomen der durch Teilung sich vermehrenden Ureier und den Chromosomen der ersten Richtungsspindel nachgewiesen zu haben, andere stellen diesen Zusammenhang auf das bestimmteste in Abrede.

Wie wichtig es ist, die Lehre von der Individualität der Chromosomen zum Entscheid zu bringen, fällt besonders in die Augen, wenn wir uns auf den Standpunkt der Reduktionshypothese stellen. Die Reduktionshypothese lehrt, daß ganze Chromosomen ausgestoßen werden müssen, damit bei der Befruchtung keine Steigerung der Chromosomenzahl eintritt. Sind die zurückbleibenden Chromosomen Individualitäten von dauerndem Bestand, so müssen sie — von geringfügigen Variationen abgesehen — in gleicher Konstitution in der Ahnenreihe des betreffenden Tieres existiert haben. Je mehr wir in der Ahnenreihe zurückgehen, um so mehr wächst die Zahl der Vorfahren, von denen ein Tier abstammt (2 Eltern, 4 Großeltern, 8 Urgroßeltern etc.). Berücksichtigt man, daß die Zahl der Chromosomen eine beschränkte ist, daß manche Organismen nur 4 oder sogar nur 2 Chromosomen haben, so kommt man beim Zurückverfolgen der Generationen sehr bald an einen Punkt, wo — die Richtigkeit der Individualitäts- und Reduktionslehre vorausgesetzt — es ganz ausgeschlossen erscheint, daß Idioplasma von sämtlichen Ahnen sich in der Nachkommenschaft erhalten habe. Bei einem Tiere mit 2 Chromosomen müßten schon 2 von den 4 Großeltern bei der Vererbung garnicht mehr in Frage kommen können, da ihre Chromosomen bei den mehrfachen Reduktionsteilungen eliminiert sein müßten; ihre individuellen Eigenschaften würden daher nie mehr in der Nachkommenschaft zur Wiederbelebung kommen können. Derartige Konsequenzen widersprechen allen Erfahrungen über Erblichkeit. So wurden die Forscher, welche sowohl die Individualitätslehre als auch die Reduktionstheorie annahmen, zu einer neuen Hypothese geführt, zur Hypothese von der „Konjugation der Chromosomen“ (Amphimixis der Chromosomen). In den ruhenden Keimzellen sollen die Chromosomen lange, bevor die Richtungskörperbildung einsetzt, sich teilen, die Teilprodukte auseinander weichen und dann von neuem verschmelzen. Bei dieser Verschmelzung soll nun die Konjugation der Chromosomen vor sich gehen, indem die Teilprodukte mancher Chromosomen nicht wieder mit den ihnen entsprechenden Teilstücken verschmelzen, sondern mit den Teilprodukten anderer Chromosomen. Wie bei der Befruchtung 2 Zellen durch Verschmelzung ein neues Individuum erzeugen, so würden durch vollkommene Verschmelzung von zwei verschieden gebauten Chromosomen kombinierte Chromosomen gebildet werden, welche nunmehr zweierlei Idioplasma enthielten. Auf die Beobachtungen, welche dieser Lehre zur Stütze dienen sollen, werden wir bei der Besprechung der Eireife der *Selachier* zurückzu-

kommen haben. Doch sei schon hier hervorgehoben, daß die Konjugationshypothese zweierlei Verschiebungen der Teilstücke der Chromosomen annimmt, die beide wenig wahrscheinlich sind. Zunächst müssen zwei zusammengehörige Teilstücke ganz wie bei der Karyokinese auseinanderweichen, ohne daß eine Spindelbildung vorhanden wäre. Zweitens müßten sich Chromosomen vereinigen, ohne daß man bisher irgend welche Begleiterscheinungen im Kernnetz wahrgenommen hätte, wie sie bei der Konjugation der Kerne in den charakteristischen Strahlungserscheinungen beobachtet werden.

Wir werden hiermit auf eine letzte Frage von allgemeinem Interesse, die weniger als die bisher besprochenen Beachtung gefunden hat, hingeleitet. Was ist die Ursache, daß in dem relativ großen Ei Eikern und Spermakern einander treffen, gleichgiltig, ob das Spermatozoon weit entfernt vom Eikern oder in seiner unmittelbaren Nachbarschaft eindringt. Vielfach hat man an eine Anziehung gedacht, welche die beiderlei Kerne aufeinander ausüben. Diese Erklärung ist zum mindesten unzureichend. Denn bei ihr bleibt es unverständlich, warum die Kerne nicht direkt aufeinander zurücken, sondern sich zugleich auch nach dem Centrum des Eies hin bewegen, so daß ihre Bahnen nach einem dritten Punkt konvergieren, der dem Mittelpunkt der Protoplasmamasse des Eies mehr genähert ist als Eikern und Spermakern am Anfang der Befruchtung (Wilson). Auch hört die Bewegung der Kerne mit der Kopulation nicht auf, sondern hält die Richtung nach dem Eicentrum weiterhin ein. Sehr interessant für die uns beschäftigende Frage ist auch die Beobachtung, daß sich beim befruchteten Seeigelei das Centrosoma vom Samenkern entfernen und allein an den Eikern herantreten kann, daß dann die Kernkonjugation unterbleibt und der Eikern mit dem Centrosoma allein in die Gegend der Eimitte rückt (Boveri), ein untrügliches Zeichen, daß die Kerne als solche keine Anziehung aufeinander ausüben.

Offenbar spielt die Kontraktilität des Protoplasma für das Zustandekommen dieses Abschnittes der Befruchtung eine bedeutsame Rolle. Die Kerne werden einander durch die Bewegungen des Protoplasma genähert. Dadurch wird es auch verständlich, daß die Vereinigung der Geschlechtskerne unterbleibt, wenn man das Protoplasma lähmt, sei es durch Kälte oder Wärme oder durch Behandlung mit lähmenden Substanzen (Chinin, Chloral, Chloroform). Ausgelöst werden die Bewegungen des Protoplasma durch die Einwirkung des Centrosoma, wie wir ja auch bei der Eifurchung sehen, daß die zur Teilung führenden Bewegungserscheinungen des Eies von dem sich teilenden Centrosoma ausgelöst werden. Die nach den Centrosomen orientierten Strahlungsfiguren sind der Ausdruck der Kontraktionsvorgänge.

Eine vollkommen befriedigende Erklärung ist freilich durch die Zurückführung der Erscheinungen auf die Kontraktilität des Protoplasma auch nicht gegeben. Denn wie sollte es sich dann erklären, daß bei Eiern, welche zur Zeit der Befruchtung noch das Keimbläschen besitzen, dieses zur Bildung der Richtungsspindel nach der Peripherie wandert und daß erst der Eikern wieder zurückkehrt. Einen modifizierenden Einfluß der Kerne auf die Bewegungen des Protoplasma muß man daher annehmen.

Geschichtliches.

Verständnis für die Reifungs- und Befruchtungserscheinungen des Eies wurde erst in den letzten Decennien des verflossenen Jahrhunderts gewonnen, nachdem schon einzelne mehr oder minder bedeutsame Vorgänge, herausgerissen aus ihrem Zusammenhang, vorher beobachtet worden waren.

Schon frühzeitig wurde von zahlreichen Beobachtern festgestellt, daß das Keimbläschen im reifen Ei schwinde, so von PURKINJE für das Hühnerei, von BISCHOFF und REICHERT für das Ei vieler *Säugetiere*, von OELLACHER und GÖTTE für die Eier der *Amphibien* und *Fische*, von KLEINENBERG für das Ei von *Hydra*, C. E. v. BAER und DERBÈS für Eier der *Seeigel* u. s. w. Diese Angaben gelangten aber erst ganz allmählich zur Anerkennung, weil von vielen Seiten der Fortbestand des Keimbläschens behauptet wurde, selbst von hochverdienten Forschern, wie JOH. MÜLLER bei *Entoconcha mirabilis*, BARRY bei *Säugetieren*, GEGENBAUR bei *Medusen*, *Pteropoden* und *Heteropoden*, VAN BENEDEN für das gesamte Tierreich, u. s. w. Als schließlich die Ansicht vom Schwunde des Keimbläschens die Oberhand gewann, führte sie zur Lehre HAECKEL's vom „Monerulastadium“ des Eies, daß die Eizelle ihr Leben als Gewebselement des Eierstockes mit der Auflösung des Keimbläschens abschließe, daß sie das Dasein eines neuen, selbständigen Organismus als kernloser Körper beginne, als „Cytode“, welche das phylogenetisch wichtige Stadium kernloser Organismen, der Moneren, rekapituliere.

In eine neue Phase trat die Lehre von den Umbildungen des reifenden Eies durch die Entdeckung der Richtungsspindel und ihrer Bedeutung für die Entstehung der Richtungskörper durch BÜTSCHLI. Die Richtungskörper oder Polkörper waren an Molluskeneiern schon von CARUS (1824) und F. MÜLLER (1841) beobachtet worden; sie wurden wiedergefunden bei den Eiern der Säugetiere von BISCHOFF, BARRY und REICHERT. LOVEN (1848) stellte fest, daß sie vom Ei aus durch Abschnürung erzeugt werden. Die Namen „Richtungsbläschen“ (F. MÜLLER), „Richtungskörperchen“ (FLEMMING), „Polkörperchen“ (ROBIN) wurden gewählt, weil die Körperchen bei *Mollusken* an demjenigen Pole des Eies, den man den animalen nennt, in welchem die ersten Furchungsebenen sich schneiden, lagern. BÜTSCHLI bewies nun den schon von LOVEN vermuteten genetischen Zusammenhang der Richtungskörper mit dem Keimbläschen. Letzteres soll sich in die Richtungsspindel umwandeln, welche durch Teilung die beiden Richtungskörper liefere. So seien die Richtungskörper nichts anderes als das zu einer Spindel umgewandelte und schließlich in seiner Totalität ausgestoßene Keimbläschen. BÜTSCHLI erklärte die Erscheinung für eine Folge der Befruchtung. Bei letzterer soll das Ei seinen Kern, das Keimbläschen, auf dem Wege der Richtungskörperbildung verlieren und durch das in das Ei eindringende Spermatozoon mit einem neuen Kerne versehen werden.

Gleichzeitig mit BÜTSCHLI's Untersuchungen war festgestellt worden, daß das unbefruchtete Ei der *Seeigel* nach dem Verlust des Keimbläschens noch seinen eigenen Kern habe, den O. HERTWIG (1875) Eikern nannte und als den bei der Auflösung des Keimbläschens zurückgebliebenen Keimfleck deutete. Dieselbe Umbildung des Keimfleckes in einen Eikern hatten schon früher C. E. v. BAER und DERBÈS für das gleiche Objekt, FOL für das Ei einer Meduse, LEYDIG für das Ei von *Piscicola* vermutet. Der Widerspruch dieser Befunde mit den Befunden BÜTSCHLI's veranlaßte O. HERTWIG zu erneuten Untersuchungen, die nun zu dem Resultat führten, daß sowohl die Untersuchungen BÜTSCHLI's wie die eigenen nur

zum Teil richtig seien, daß in der That das Keimbläschen sich in die Richtungsspindel verwandele und der Keimfleck somit nicht direkt in den Eikern übergehe, daß die Richtungskörper durch eine doppelte karyokinetische Teilung entständen, bei der die Besonderheit vorliege, daß die eine Tochterzelle, der Richtungskörper, klein, die andere, das Ei, groß sei; wie bei jeder Kernteilung liefere auch die Richtungsspindel bei ihren beiden Teilungen jedesmal 2 Kerne, bei der letzten Richtungsteilung den Kern des zweiten Richtungskörpers und den Eikern.

Durch diese von Giard, Bütschli, Fol bestätigte Darstellung war die Reife der Eier nach ihrer histologischen Seite aufgeklärt worden. Die gegen sie erhobenen Einwände Carnoy's wurden von Boveri u. A. als unzutreffend nachgewiesen. Es galt nun, für den morphologischen Charakter der Vorgänge Verständnis zu gewinnen. Die Deutung, daß die Richtungskörperbildung eine Art Parthenogenese des Eies sei, welche zum Stillstand gelange und durch die geschlechtliche Entwickelung abgelöst werde, wurde von verschiedenen Forschern versucht, bald aber als unhaltbar wieder verlassen, als man die in vieler Hinsicht mit der Eireife übereinstimmende Reife der Spermatozoen kennen lernte: sie wurde unbegreiflicherweise in der neuesten Zeit wieder von Kollmann (1900) aufgefrischt. Ebenso unhaltbar erwies sich die von Balfour, Minot, Van Beneden aufgestellte Theorie vom „Hermaphroditismus der Zelle“; jede Eizelle enthalte männliche und weibliche Teile und sei daher zu parthenogenetischer Entwickelung befähigt. Bei der Richtungskörperbildung würden die männlichen Kernteile ausgestoßen und das Ei somit auf die Entwickelung durch Befruchtung angewiesen, durch welche die verloren gegangenen männlichen Qualitäten wieder erworben würden. Eine dritte, von Mark ausgehende, gleichzeitig von Bütschli und Boveri vertretene Auffassung gelangte dagegen bald zu allgemeiner Anerkennung, daß nämlich die Richtungskörper abortive Eier seien, deren Masse reduziert sei, damit das Ei das zu seiner Weiterentwickelung nötige Material erhalte. Diese Auffassung begründete O. Hertwig durch einen genauen Vergleich der Ei- und Samenbildung von *Ascaris megalocephala* und durch den Nachweis, daß die charakteristischen Reifeteilungen auch in der Entwickelung der Spermatozoen vorkommen, nur mit dem Unterschiede, daß hier alle 4 Teilprodukte zu Spermatozoen werden, weil für die Spermatozoen reichliche Materialanhäufung nicht nur nicht nötig, sondern für ihre freie Beweglichkeit sogar hinderlich sein würde.

Das Problem der Befruchtung hat viel früher als die Eireife die Forschung beschäftigt. Die ersten wissenschaftlichen Grundlagen wurde schon durch die Experimente Spallanzani's gewonnen, welche zeigten, daß der männliche Samen für die Entwickelung der Eier nötig sei, da letztere sich nicht entwickeln, wenn sie von der Berührung mit dem Samen ausgeschlossen sind. Die Frage, welche Teile des Samens befruchtend wirken, ob die in der Samenflüssigkeit gelösten Stoffe oder die in ihr suspendierten durch Van Hamm und Leeuwenhoeck 1677 entdeckten Spermatozoen, wurde zu Gunsten der letzteren durch die Experimente Spallanzani's, Prévost's und die morphologischen Untersuchungen v. Siebold's, R. Wagener's und vor Allen v. Koelliker's entschieden, welche nach zwei Richtungen wichtig wurden: 1) sie bewiesen, daß bei vielen im Meere lebenden Tieren der Samen nur aus Spermatozoen besteht, welche im Meerwasser, nicht in einer besonderen Flüssigkeit suspendiert sind und daß die Spermatozoen bei allen Tieren vorkommen und in Zellen derselben gebildet werden; 2) sie bewiesen, daß filtriertes Sperma, welches

nur die flüssigen Bestandteile enthält, während die Spermatozoen auf dem Filter zurückgehalten wurden, keine befruchtende Wirkung ausübt. Damit ließ sich das Problem der Befruchtung genauer formulieren: Wie wirken die Spermatozoen auf das Ei?

Es wurden hierüber verschiedene Anschauungen aufgestellt: 1) Die Substanz der Spermatozoen wird in löslichen Zustand übergeführt, und in diesem Zustand eindringend, macht sie die Eier entwickelungsfähig. 2) Die Spermatozoen wirken durch Kontakt. 3) Sie dringen als geformte Elemente in das Ei ein. Was das Eindringen der Spermatozoen anlangt, so behaupteten schon in der Mitte des 19. Jahrhunderts mehrere Forscher, den Vorgang direkt beobachtet zu haben, Barry beim Kaninchenei, Nelson und Meissner bei *Ascaris mystax*, Keber bei *Flußmuscheln*, Newport bei *Amphibien*. Auch Bischoff, der lange Zeit sich gegen die Lehre vom Eindringen der Spermatozoen in das Ei ausgesprochen hatte, erklärte sich schließlich, gestützt auf Beobachtungen an *Amphibien* und *Säugetieren*, für die Lehre. Alle diese Angaben haben keinen nachhaltigen Einfluß auf die Entwickelung der Befruchtungslehre gehabt, und mit Recht. Denn viele derselben, wie die von Barry, Keber, gründeten sich auf Beobachtungen, welche mehr als fragwürdig sind. Auch die besseren Beobachtungen Newport's und Bischoff's sind für einen zuverlässigen Beweis völlig unzureichend.

Unsere moderne Auffassung der Befruchtungsvorgänge gründet sich auf den durch O. Hertwig geführten Nachweis, daß bei künstlicher Befruchtung der Seeigeleier wenige Minuten nach dem Zusatz des Samens eine Strahlung erscheint, die von einem durch Färbung als Kern erkennbaren kleinen Körperchen ausgeht. Den betreffenden Kern nannte O. Hertwig Spermakern, indem er ihn mit dem Kopfe eines eingedrungenen Spermatozoons identifizierte. Da normalerweise immer nur 1 Spermakern vorhanden war und dieser in die Tiefe rückte, um mit dem Eikern zum Furchungskern zu verschmelzen, wurde die Befruchtung definiert als die Vereinigung von Eikern und Samenkern und zwar nur eines Spermatozoons. In gleichem Sinne deutete O. Hertwig die an verschiedenen Objekten gemachten Beobachtungen Auerbach's, Bütschli's und Strasburger's über die Vereinigung zweier Kerne im frisch befruchteten Ei.

Wenige Monate später veröffentlichte E. Van Beneden Beobachtungen an Säugetiereiern, daß der Kern des sich furchenden Eies aus der Verschmelzung von 2 Kernen entsteht. Einer dieser Kerne, der anfänglich peripher gelagert sei, bilde sich wahrscheinlich aus der Substanz von Spermatozoen, welche in größerer Zahl mit dem Dotter des Eies verschmelzen. Bald darauf wurde von Fol das Eindringen des Spermatozoons in das Seeigelei direkt beobachtet und durch Nussbaum, Van Beneden, Boveri in den Ascariseiern ein Objekt entdeckt, an welchem man die einzelnen Stadien des Eindringens der Spermatozoen genau verfolgen kann.

Von großer Bedeutung für das Verständnis der die Befruchtung begleitenden Strahlungserscheinungen und des Zusammenhanges der Eifurchung mit der Befruchtung war die Entdeckung des Centrosoma durch Van Beneden und Boveri. Letzterer stellte den Satz auf, daß das die Eiteilung veranlassende Centrosoma nur von dem Spermatozoon stamme, und behielt hiermit Recht gegen die Quadrillenlehre Fol's, welche besagte, daß die beiden Centrosomen der Furchungsspindel durch Verschmelzung von je 2 Centrosomen entständen, von denen das eine aus

der Teilung eines Eicentrosoma, das andere aus der Teilung eines Spermacentrosoma entstände.

Mit der Befruchtungslehre steht im Zusammenhang die Vererbungslehre, daß die Samen- und Eizellen die Träger der Substanzen sind, welche die Vererbung vermitteln. NÄGELI legte durch seine Idioplasmatheorie die theoretischen Grundlagen für eine Theorie der Vererbung. Er wies nach, daß man in den Sexualzellen eine besondere Vererbungssubstanz annehmen müsse, welche gemäß der gleichen Vererbbarkeit väterlicher und mütterlicher Eigenschaften in gleichen Mengen in den Eiern und Spermatozoen vorhanden sein müsse. O. HERTWIG erklärte auf Grund seiner oben erwähnten Untersuchungen über die Befruchtung der Seeigeleier sowie weiterer Untersuchungen an den Eiern anderer Tiere die Kerne für die Träger der Vererbung, eine Auffassung, welche gleichzeitig auch von STRASBURGER für die Pflanzen ausgesprochen wurde. Für die weitere Ausbildung der Vererbungstheorie wurde der durch VAN BENEDEN geführte Nachweis, daß bei Ascaris megalocephala Eikern und Spermakern gleich viel Chromosomen für die Furchungsspindel liefern, von fundamentaler Bedeutung. Durch diese wie durch die anschließenden Untersuchungen CARNOY's und BOVERI's wurde das Problem abermals präciser gefaßt, so daß jetzt die von der überwiegenden Mehrzahl der Biologen angenommene Formulierung aufgestellt werden konnte: die Vererbungssubstanz ist in dem Chromatin der Kerne gegeben. Schließlich konnte sogar BOVERI versuchen, für diesen Satz die experimentelle Begründung zu geben. Er bastardierte kernlose Eistücke von Sphaerechinus granularis mit Samen von Echinus microtuberculatus und suchte zu beweisen, daß die hierbei sich entwickelnden Larven ausschließlich väterliche Eigenschaften besäßen, ein Satz, der allerdings von verschiedenen Seiten, vor Allem von SEELIGER angegriffen wurde.

Litteratur.

Auerbach, Th. *Organologische Studien. Heft 1 u. 2. 1874.*

Balfour, Fr. *On the phaenomena accompanying the maturation and impregnation of the ovum. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XVIII.*

Barry, M. *Spermatozoa observed within the mammiferous ovum. Philosoph. Trans. 1843.*

Van Beneden, Ed. *La maturation de l'œuf, la fécondation etc. Bull. Acad. Belg. S. 2. T. XL. 1875.*

— **et Neyt.** *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride megalocéphale. Leipzig 1887.*

Bischoff. *Bestätigung des von Dr. Newport bei den Batrachiern und von Dr. Barry bei dem Kaninchen behaupteten Eindringens der Spermatozoiden in das Ei. Gießen 1854.*

Boveri, Th. *Zellenstudien. Jenaische Zeitschr. Bd. XXII, XXII, XXIV, sowie eine Reihe von vorl. Mitt. in Sitzber. Gesellsch. Morph. u. Phys. München. 1887, 1888, 1889.*

— *Artikel Befruchtung in Merkel und Bonnet, Ergebnisse. Bd. I. 1891.*

— *Ueber die Befruchtungs- und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. Arch. Entw. Mech. Bd. II. 1895.*

— *Das Problem der Befruchtung. Verh. Gesellsch. Deutsch. Naturf. u. Aerzte zu Hamburg 1901. Teil I, p. 44—64. In erweiterter Fassung selbständig erschienen Jena 1902.*

Bütschli, O. *Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, Zellteilung und Konjugation der Infusorien. Abhandl. Senckenberg. Gesellsch. Bd. X. 1876, ferner vorl. Mitt. hierüber in Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXV. 1875.*

Fol. *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogenie. Mém. Soc. phys. et hist. nat. T. XXVI 1879 (vorl. Mitt. Arch. scienc. phys. et natur. de Genève. T. XXVI). 1877.*

— *Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation. Arch. scienc. phys. et nat. de Genève. S. III. T. XXV. 1891.*

Hertwig, O. *Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Habilitationsschrift 1875 (auch nebst Fortsetzungen erschienen in Morph. Jahrb. Bd. I, III, IV).*

Hertwig, O. *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jen. Zeitsch. Bd. XVIII.* **1884.**
— *Vergleich der Ei- und Samenbildung der Nematoden. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVI.* **1890.**
Hertwig, R. *Ueber die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag zur Lehre von der Kernteilung und der geschlechtlichen Differenzierung. Festschrift für C. Gegenbaur. Bd. II. S. 21—87.* **1896.**
— *Ueber Wesen und Aufgabe der Befruchtung. Sitz.-Ber. math. phys. Cl. Akad. Wiss. München. Bd. XXXII p. 57—73.* **1902.**
Kölliker, A. *Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Tiere. Berlin* **1841.**
Loeb, Jacques. *On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae (Plutei) from the unfertilized eggs of the sea-urchin. Amer. Journ. Phys. Vol. III. p. 135—138.* **1899.**
— *Further experiments on arteficial parthenogenesis and the nature of the process of fertilization. Ebenda. Vol. VI. p. 135—138.* **1900.**
Mark, E. L. *Maturation, fecondation and segmentation of Limax campestris. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. VI.* **1881.**
Naegeli, C. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München-Leipzig* **1884.**
Nelson. *On the reproduction of Ascaris mystax. Philos. Transactions.* **1852.**
Newport. *On the impregnation of the ovum of Amphibia. Ebenda,* **1853.**
Weismann, A. *Ueber Vererbung.* **1883.**
— *Die Kontinuität des Keimplasma als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena* **1885.**
— *Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena* **1891.**
— *und* **Ishikawa.** *Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb. Abt. f. Morph. Bd. III.*
Wilson, E. B. *Experimental studies in Cytology. I. Acytological study in artificial Parthenogenesis in Sea-urchins Eggs. Arch. Entw-Mech. Bd. XII. p. 589—597 nebst 7 Tfln.* **1901.**

I. Acranier.

Das Laichgeschäft des Amphioxus (*Branchiostoma lanceolatum*) ist von den zahlreichen Forschern, welche sich mit dem hochinteressanten Entwickelungsgang dieses niedersten Wirbeltieres beschäftigt haben, ausführlich beschrieben worden. Es beginnt spät im Frühjahr (im südlichen Mittelmeer Anfang April) und fällt stets in die Abendstunden, wenn die Sonne aufhört den Meeresspiegel zu bescheinen. Gegenüber den älteren Angaben KOWALEVSKI's, M. MARSHALL's und HATSCHEK's, daß die Geschlechtsprodukte durch den Mund entleert werden, stimmen alle neueren Beobachter (WILLEY, WILSON, VAN DER STRICHT, SOBOTTA) darin überein, daß sie die Peribranchialhöhle, in deren Seitenwand die Geschlechtsfollikel eingebettet sind, direkt durch den Porus branchialis verlassen, die Eier einzeln und nur bei gestörtem Laichgeschäft zu Klumpen zusammengeballt. Da die Männchen durch Ausspritzen des sich rasch im Wasser ausbreitenden Samens das Laichgeschäft beginnen, werden die Eier in der Natur sofort nach ihrer Entleerung befruchtet, oft schon innerhalb des Peribranchialraumes.

Eireife. Zur Zeit ihrer Entleerung haben die 0,1 mm großen Eier schon den ersten Richtungskörper gebildet. Die Anfangsstadien der Eireife laufen somit im Ovar ab, sind aber bisher noch nicht genügend untersucht worden. Sichere Beobachtungen liegen zur Zeit nur über Eier mit Keimbläschen und Eier mit ausgebildeten Richtungsspindeln vor. Jene sind schon von einer deutlich doppelt konturierten Hülle umgeben, dem Chorion (?), unter welchem nach VAN DER STRICHT noch eine äußerst feine Dotterhaut liegen soll, während dieselbe nach SOBOTTA erst bei der Entleerung der reifenden Eier entstehe. Abgesehen von feinkörnigem, das Keimbläschen umgebendem Protoplasma sind deutlich 2 Schichten am Eikörper zu unterscheiden,

eine dünne Rindenschicht und eine innere Hauptmasse. Beide enthalten rundliche Einschlüsse, in deren Deutung SOBOTTA und VAN DER STRICHT voneinander abweichen. Ersterer erklärt die kleineren Körperchen der Hauptmasse für Dotterkörner (Fig. 160 A), die größeren Elemente der Rinde (*A r*) für vakuolenartige Bildungen, während VAN DER STRICHT die letzteren für Dotterplättchen hält.

Die gleiche Struktur des Eidotters findet sich bei den Eiern mit Richtungsspindeln, solange sie im Ovar enthalten sind. Genaueres wissen wir nur von der zweiten Richtungsspindel (Fig. 160 A). Dieselbe ist mit ihrem peripheren Ende unter der Rindenschicht eingepflanzt; ihre von Pol zu Pol reichenden Fasern verlaufen anfänglich einander

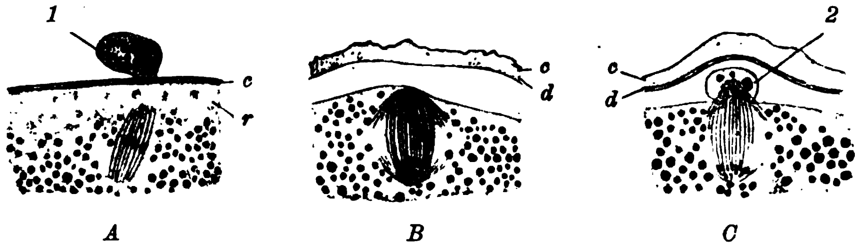


Fig. 160. Bildung des zweiten Richtungskörpers von *Amphioxus* (nach SOBOTTA). A zweite Richtungsspindel eines Ovarialeies mit Rindenschicht (*r*) und Chorion (*c*). B, C Bildung des zweiten Richtungskörpers von einem in das Wasser entleerten und befruchteten Ei, Rindenschicht geschwunden, Dotterhaut (*d*) gebildet. *1* und *2* erster und zweiter Richungskörper. Vergr. 900.

parallel (SOBOTTA), so daß die ganze Spindel breit abgestutzte Enden hat, später konvergieren sie zur Bildung von spitzen Spindelpolen (B). Auch tritt schon innerhalb des Ovariums Strahlung auf, welche aber erst auf späteren Stadien (nach der Entleerung) deutlicher wird (von SOBOTTA als „Zugfasern" gedeutet). Die Zahl der in der Aequatorialplatte vereinten Chromosomen beträgt zwischen 10 und 15, wahrscheinlich 12. Oberhalb der Spindel findet sich der 1. Richtungskörper; er liegt nach außen vom Chorion (nach VAN DER STRICHT von einem abgeschnürten Teil des Chorion umgeben), woraus es sich erklärt, daß er bei der Entleerung gewöhnlich abgestreift wird und nur selten an Eiern des Peribranchialraumes, noch seltener an abgelegten Eiern (VAN DER STRICHT) zu finden ist.

Ueber die Umbildung des Keimbläschens zur ersten Richtungsspindel ist nichts bekannt. Auch sind die Beobachtungen SOBOTTA's über Befunde von ersten Richtungsspindeln nicht einwandfrei. Seine Angaben und seine Abbildung passen auf die in Fig. 160 A reproduzierte Darstellung der zweiten Richtungsspindel, nur daß der 1. Richtungskörper an den betreffenden Eiern fehlte. Es ist daher die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die wenigen Präparate, welche SOBOTTA auf erste Richtungsspindeln bezog, Eier mit zweiten Richtungsspindeln waren, an denen der Richtungskörper abgestreift war. Präcise Angaben über etwaige Unterschiede zwischen 1. und 2. Richtungsspindel fehlen.

Von den reifenden Ovarialeiern unterscheiden sich die entleerten Eier sofort durch den Mangel der Rindenschicht (Fig. 160, B, C; Fig. 161; Fig. 162). Dieselbe soll nach SOBOTTA zur Bildung einer zweiten inneren Hülle (Hauptmembran SOBOTTA's) verbraucht werden, welcher somit die Bedeutung einer Dotterhaut zukommen würde. Die Umwandlung der Rindenschicht zur Dotterhaut soll durch den Kontakt mit dem

Seewasser bewirkt werden und von der Befruchtung unabhängig verlaufen. Die Membran sei für Spermatozoen zunächst noch durchgängig, hebe sich aber, sowie ein Spermatozoon in das Ei eindringt, blitzschnell von der Eioberfläche ab und entferne sich allmählich von ihr, wie schon KOWALEVSKY und HATSCHEK es beschrieben haben; dabei erhärte sie und werde nunmehr für weitere Spermatozoen undurchgängig. Nach HATSCHEK ist eine Stelle — wahrscheinlich die Eintrittsstelle des Spermatozoons — dadurch bezeichnet, daß die Dottermembran mit der Eioberfläche einige Zeit noch im Kontakt bleibt und daher vorübergehend trichterförmig eingezogen ist. Verzögert sich die Besamung, so bleibt die frisch gebildete Dotterhaut der Eioberfläche anhaften und ist noch längere Zeit für Spermatozoen durchgängig, wodurch sich günstige Vorbedingungen für Polyspermie ergeben. Die Abhebung der Membran ist dann verzögert. (Nach VAN DER STRICHT, dessen Angaben zufolge die Dottermembran schon im Ovar gebildet wird, schwindet die Rindenschicht, indem ihr Material sich mit dem übrigen Eidotter vermengt.)

Nach dem Eindringen des Spermatozoons beginnt die Bildung des 2. Richtungskörpers indem sich die Spaltung der Aequatorialplatte in die beiden Seitenplatten vollzieht. Unter Zunahme der Strahlung an den Polen der sich streckenden Spindel wird der 2. Richtungskörper abgeschnürt, der schon von HATSCHEK beobachtet wurde; er bleibt, da er innerhalb der Eihüllen zu liegen kommt, während der Furchung dem Ei anhaften.

Befruchtung. Das Eindringen des Spermatozoons ist am lebenden Material noch nicht beobachtet worden. Wenn es auch beim Mangel einer Mikropyle an jeder Stelle der Eioberfläche erfolgen kann, so scheinen doch die Bedingungen hierfür in größerer Entfernung von der Gegend der Richtungskörperbildung günstiger zu sein, so daß man am häufigsten das eingedrungene Spermatozoon in dem von der Richtungsspindel abgewandten Abschnitt des Eies findet. Es stellt an frisch besamten Eiern einen auffallend großen, langgestreckten, der Eioberfläche parallel gestellten, unregelmäßig aufquellenden Körper dar, über dessen morphologische Deutung, wie auch über seine Umbildung zum Spermakern zwei verschiedene Ansichten aufgestellt wurden.

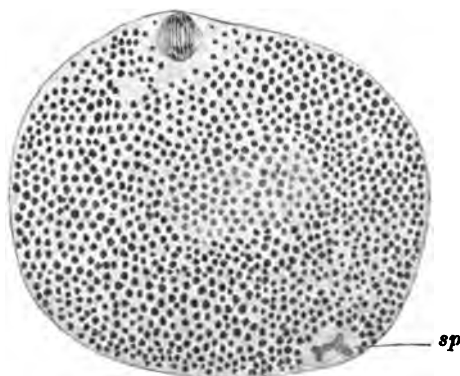


Fig. 161. Ei von *Amphioxus* mit frisch eingedrungenem Spermatozoon (*sp*). Eihüllen weggelassen (nach SOBOTTA). Vergr. 500.

VAN DER STRICHT hält den Körper für das gesamte Spermatozoon einschließlich des Schwanzfadens; sein Kern werde durch Abbröckeln der übrigen Bestandteile frei und schwelle allmählich zum bläschenförmigen Spermakern an. SOBOTTA dagegen deutet den Körper als den gequollenen Spermakopf, welcher sich zunächst wieder zu einem kleineren Körper zusammenziehe, ehe er zum bläschenförmigen Spermakern werde. Beide Forscher stimmen darin überein, daß der betreffende Körper zunächst ohne jede Asterenbildung in einem Hof dotterfreien

Protoplasmas lagert, daß während der Verkleinerung und der darauf folgenden bläschenförmigen Umgestaltung eine Spermastrahlung auftritt, in deren Centrum ein Centrosoma erkennbar ist (Sobotta). Inzwischen ist der 2. Richtungskörper gebildet und der Eikern rekonstruiert worden, ein zunächst noch allseitig von Strahlung umgebenes Bläschen, das aber beim Wandern in die Tiefe des Eies seine Strahlung vollkommen einbüßt (Sobotta). Während Ei- und Samenkern aufeinander zuwandern, aber noch bevor sie sich aneinander legen und verschmelzen, hat das Centrosoma des Samenkerns sich verdoppelt. Man findet daher zur Zeit, wo Ei- und Spermakern sich vereinigen, schon zwei Tochtercentrosomen, die Pole der späteren Furchungsspindel, entwickelt und an opponierte Punkte der Geschlechtskerne gerückt. Da die Vereinigung der Geschlechtskerne

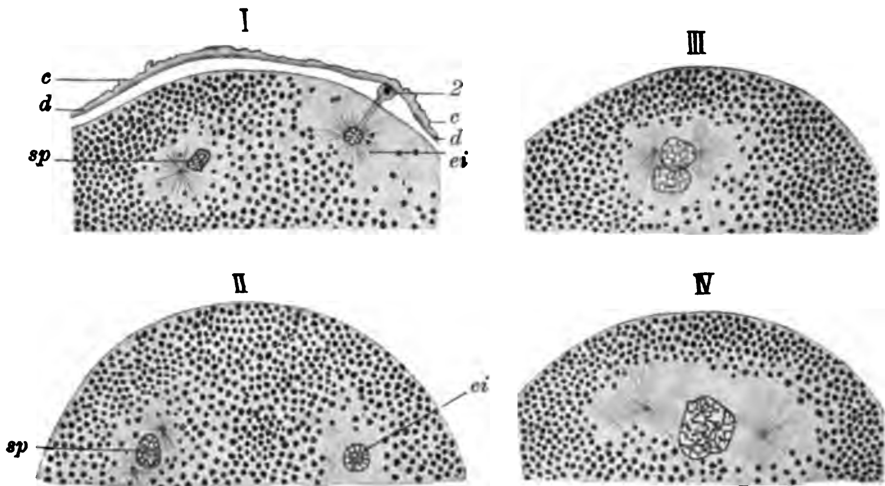


Fig. 162. Befruchtung des *Amphioxus*-Eies (nach Sobotta). I Samenkern mit Centrosoma, Eikern in Bildung. II Centrosoma verdoppelt. III Kopulation der Geschlechtskerne. IV Furchungskern gebildet. *c* Chorion, *d* Dotterhaut, *sp* Spermakern, *ei* Eikern, *2* zweiter Richtungskörper. Vergr. 600.

meist in beträchtlicher Entfernung vom Mittelpunkt des Eies erfolgt, besitzt auch die Furchungsspindel eine excentrische Lage; sie ist aber auf vorgerückten Stadien in der Weise gebogen, daß ihre die Enden einnehmenden Centrosomen in die Mitte der sich voneinander trennenden Furchungskugeln zu liegen kommen, wodurch es den sich bildenden Tochterkernen ermöglicht wird, in den Furchungskugeln eine centrale Stellung zu gewinnen. Die noch zur Zeit der Verdoppelung kleinen, punktförmigen Centrosomen schwellen während der Karyokinese zu großen, fein granulierten Körpern an. In ihnen können sich kleine Körnchen entwickeln, denen Sobotta keine größere Bedeutung beimißt, während sie Van der Stricht, indem er die großen, fein granulierten Körper als „sphères attractives" im Sinne Van Beneden's deutet, Centralkörperchen nennt.

Nach Van der Stricht soll die Strahlung sich auch am Eikern erhalten und allmählich auf einen Punkt desselben (Centrosoma) centrieren. Wie am Samenkern verdoppele sich auch am Eikern die Strahlung, ehe

es zur Bildung des Furchungskerns komme. Demnach würde Amphioxus die FOL'sche Lehre von der Quadrille der Centrosomen bestätigen. Mit Recht hält SOBOTTA dem entgegen, daß der vermeintliche Eikern wohl ein zweiter Samenkern sei. Offenbar befanden sich im Material VAN DER STRICHT's viele polysperme Eier, was SOBOTTA daraus erklärt, daß der belgische Forscher die laichenden Weibchen isolierte, die Eier sammelte und künstlich befruchtete. Indem die Eier so längere Zeit im Wasser verweilten, ehe sie besamt wurden, wurden die oben besprochenen Bedingungen für Polyspermie geschaffen. Was VAN DER STRICHT über auffallende oft multiple Spindelbildungen in Ovarialeiern schreibt, ist wohl ebenfalls eher auf Polyspermie als auf parthenogenetische Entwickelung zu beziehen. Die Eier des Amphioxus scheinen überhaupt ein sehr empfindliches Objekt zu bilden, bei welchem pathologische Polyspermie mehr als bei anderen Tieren zu befürchten ist.

II. Cyclostomen.

a) Hyperoartien (Petromyzonten).

Das Laichgeschäft der Neunaugen drängt sich für Tiere desselben Aufenthaltsortes auf wenige Tage zusammen. So fanden KUPFFER und BENECKE (1878), daß in einem Bache bei Königsberg i. Pr. sämtliche *Petromyzon Planeri* in der Zeit vom 12.—17. April, die *P. fluviatilis* in der Zeit vom 5.—20. Mai laichten. Nach A. MÜLLER (1864) soll es sogar vorkommen, daß das Laichgeschäft sämtlicher Tiere eines Flusses an einem Tage beendet wird. Nach Abschluß desselben sterben bekanntlich die *Neunaugen* ab, so daß man nach der Fortpflanzungszeit die Tiere massenhaft tot im Wasser treiben sieht. Die reifen oder in Reife begriffenen Geschlechtsprodukte gelangen in die Leibeshöhle und werden von hier durch die Pori abdominales nach außen entleert. Freiwillig geschieht die Eiablage von seiten des Weibchens nur, wenn ein Männchen zugegen ist, welches sich im Nacken des Weibchens festsaugt, gewärtig, auf die in das Wasser ausgetretenen Eier seinen Samen auszuspritzen. (Genaueres darüber teilt HERFORT 1901 mit.) Wie bei Fischen kann man Eier und Samen durch Streichen reifer Tiere entleeren und so künstliche Befruchtung ermöglichen.

Eireife. Die Substanz des Eies ist ziemlich gleichförmig von Dotterplättchen durchsetzt, mit Ausnahme eines lockerer gebauten Centrums und einer schmalen Rindenschicht von alveolärer Struktur, welche nach dem animalen Pol allmählich dünner wird (Fig. 163 I u. II *a*). Am Pol selbst lagert einige Zeit, bevor die Eier in die Bauchhöhle übertreten, das mit einem Keimfleck ausgerüstete Keimbläschen (Urbläschen, MÜLLER), von der Oberfläche des Eies zunächst noch durch eine scharf umschriebene Masse homogenen Plasmas getrennt (den „Deckel des Urbläschens", A. MÜLLER). Noch innerhalb des Ovars steigt das Keimbläschen bis an das äußerste Polende empor, um hier sich — mit Ausnahme natürlich der für den Aufbau der Richtungsspindel dienenden Teile — aufzulösen. Bei Eiern in der Bauchhöhle findet man daher höchstens noch Reste des Keimfleckes, im übrigen das Polende des Eies von einer dünnen Lage homogenen Plasmas eingenommen. Dieses „Polplasma" muß wohl entgegen den widersprechenden Angaben BÖHM's auf das ursprünglich hier vorhandene homogene Plasma („Deckel des Urbläschens") bezogen werden.

Ueber die Umwandlung des Keimbläschens in die Richtungsspindel und die Bildung des ersten Richtungskörpers liegen zur Zeit noch keine Beobachtungen vor. Frisch entleerte, aber noch nicht befruchtete Eier besitzen schon den ersten Richtungskörper und in dessen Nachbarschaft die zweite Richtungsspindel. Beide Gebilde wurden von Herfort (1893) entdeckt, sind dagegen von allen Forschern, die sich mit Reifung und Befruchtung der Neunaugeneier befaßt haben, übersehen worden. Dafür wurden als Richtungskörper wiederholt andere Strukturen, die im Gefolge der Befruchtung auftreten, beschrieben.

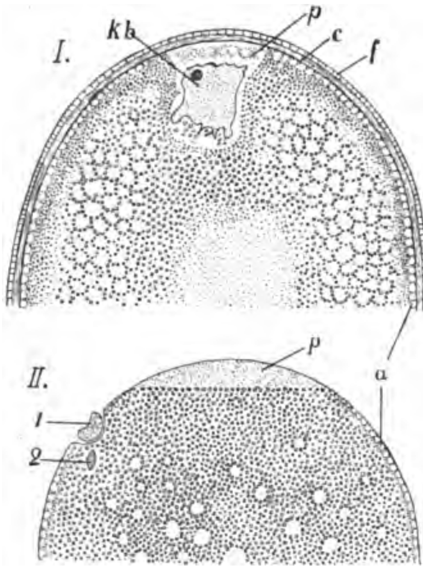


Fig. 163. Oberes Ende von Längsschnitten durch *Petromyzon*-Eier. I Ovarialei mit Hülle (nach Boehm). II unbefruchtetes entleertes Ei mit Weglassen der Hüllen (nach Herfort), *a* alveoläre Schicht, *c* Chorion, *f* Follikelepithel, *kb* Keimbläschen, *p* Polplasma, *1* erster Richtungskörper, *2* zweite Richtungsspindel.

Nach Herfort liegt in einiger Entfernung vom Polplasma ein heller Fleck. Untersucht man denselben genauer, so findet man eine kleine Vertiefung und in derselben einen ziemlich ansehnlichen kernhaltigen Körper, den Herfort als 1. Richtungskörper deutet (Fig. 14 *II* 1). In der Umgebung der Vertiefung liegt die auf dem Stadium der Aequatorialplatte verharrende 2. Richtungsspindel. Da sich in der Grube oft nur geringfügige Reste eines brockenartigen Detritus finden, scheint der 1. Richtungskörper bald zu schwinden, schließlich auch die durch ihn bedingte Grube, was zur Folge hat, daß die 2. Richtungsspindel wieder tiefer zu liegen kommt. Sie tritt erst wieder an die Oberfläche, wenn das Ei befruchtet wird. $^3/_4$ Stunde nach der Befruchtung beginnt dann die Abschnürung des 2. Richtungskörpers, welcher sich lange Zeit erhält und noch während der Eifurchung aufgefunden werden kann. Eine weitere Folge der Befruchtung ist der Schwund der alveolären Rindenschicht (Böhm, Herfort), was an ähnliche Vorgänge bei Amphioxus erinnert.

Befruchtung. Was nun den Befruchtungsvorgang selbst anlangt, so spielt bei ihm die zarte Gallerte am animalen Pol, welche von A. Müller „Flocke" genannt wurde (vergl. das Kapitel über das Ei, S. 296), eine gewisse Rolle, indem in ihr sich die Spermatozoen ansammeln und radial einstellen wie „Eisenfeilspäne zur Spitze des Magneten". Das Vordringen der Spermatozoon durch das Chorion erfolgt — darin sind alle Beobachter einig — nur im Bereich eines besonderen Bezirks, des „uhrglasförmigen Aufsatzes" des Chorions, sei es an verschiedenen Stellen desselben (Kupffer und Benecke, Böhm), sei es durch

eine besondere, central gelegene Mikropyle (CALBERLA). Nun bildet sich zwischen Chorion und Eioberfläche ein allmählich sich vergrößernder Zwischenraum aus. Denselben erklärte M. SCHULTZE schon aus einer Zusammenziehung des Dotters; ihm haben sich KUPFFER und BENECKE, SHIPLEY und NÜEL (1881) angeschlossen. Letzterer hat die Existenz einer Kontraktion durch genaue Zeichnung eines und desselben Eies auf verschiedenen Stadien der Befruchtung bewiesen und zugleich dargethan, daß die Zusammenziehung in Form einer Kontraktionswelle verläuft, die am animalen Pol beginnt und nach dem vegetativen Pol fortschreitet, so daß der Spalt zwischen Eioberfläche und Eihüllen zunächst an ersterem erscheint, sich hier erweitert, dann nach dem Aequator vordringt, vorübergehend daselbst eine sanduhrförmige Einschnürung verursacht und schließlich auch den vegetativen Pol erreicht. An letzterem bleibt das Ei noch am längsten vermöge eines birnförmigen Fortsatzes mit dem Chorion in Kontakt. CALBERLA dagegen sucht den Spaltraum durch Endosmose zu erklären, durch Eindringen von Flüssigkeit zwischen Eioberfläche und Eihüllen; er suchte für seine Ansicht den Beweis zu erbringen, indem er die Eier während der Zeit, in welcher der Spaltraum sich entwickelt, abwechselnd in reines und mit Indulin gefärbtes Wasser übertrug.

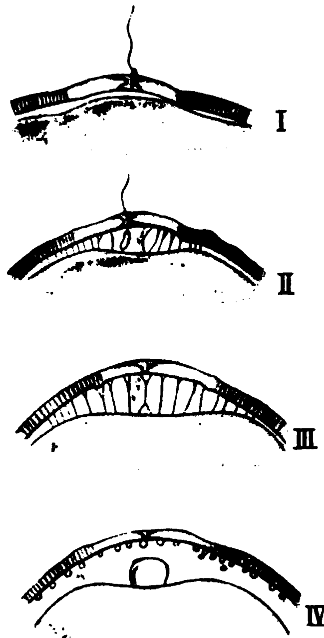


Fig. 164. Befruchtung des *Neunaugen*-Eies (nach CALBERLA). I Eindringen des Spermatozoon durch die Mikropyle (? ?), die mitten im uhrglasförmigen Teil des Chorions liegt. II—III Retraktion des Dotters unter Bildung von Verbindungsfäden, darunter ein besonders deutlicher Strang, der dem Spermatozoon als Weg dient. IV Auftauchen des Befruchtungshügels. Die äußere Schicht des Chorions (die Flocke) ist nicht dargestellt.

Es stellte sich heraus, daß innerhalb des Spaltraumes gefärbte und ungefärbte Schichten miteinander abwechselten. Offenbar bestehen beide Erklärungsversuche zu Recht, und verläuft die Abhebung der Eihüllen, wie bei den Seeigeleiern, 1) durch Kontraktion des Eidotters, 2) durch Ausscheidung einer gallertigen, durch Aufnahme von Flüssigkeit von außen anquellenden Substanz. Eine derartige bei Seeigeleiern durch Karminfärbung nachweisbare Substanz würde allein die von CALBERLA beobachtete Abgrenzung verschiedenfarbiger Schichten verständlich machen.

Mit der Abhebung der Eihäute geht Hand in Hand eine zweite Serie von Erscheinungen, die von A. MÜLLER, CALBERLA, KUPFFER und BENECKE, NÜEL in ziemlich übereinstimmender Weise geschildert wurden, aber eine verschiedene Deutung erfahren haben. Wenn im Umkreis des Hauptpoles die Retraktion des Dotters beginnt, spannen sich zunächst noch feine Fäden vom Polplasma zwischen Innenseite des Chorions und Dotteroberfläche aus. Unter ihnen befindet sich ein

besonders starker Plasmacylinder, der genau polständig ist und zwischen der von Calberla als Mikropyle gedeuteten Stelle des Chorions und der Eioberfläche eine Verbindung herstellt. Es ist der „Achsenstrang" Kupffer's, das „Leitband des Spermatozoons" Calberla's, der „hyaline Zapfen" Herfort's; nach Kupffer ist er nicht immer vorhanden, während ihn Calberla als eine konstante, wenn auch in einigen Fällen nur kurze Zeit bestehende Bildung beschreibt. Der „Achsenstrang" wird, wie die übrigen Verbindungsfäden, allmählich in den Eidotter zurückgezogen; er kann sich dabei sanduhrförmig einschnüren und so am peripheren Ende einen Teil seiner Substanz ablösen, welcher an der inneren Seite des Chorions als ein rundliches Körperchen zurückbleibt. Auch von den übrigen Fäden erhalten sich kleine Tropfen isoliert auf der Innenseite des Chorion.

Wenn der Achsenstrang sich zum größten Teil oder ganz in den Dotter zurückgezogen hat, beginnt eine neue Erscheinung. An der Stelle, wo früher sein basales Ende war, wölbt sich homogenes Plasma als ein rundlicher Körper empor, der über die Eioberfläche aufsteigt wie „ein aufgehender Mond" (Müller), einige Zeit lebhafte Bewegungen ausführt und dann in den trüben Eidotter zurücksinkt. Während seines Bestandes soll in ihm ein granuliertes Körperchen entstehen, welches ausgestoßen wird.

Die beschriebenen Erscheinungen wurden von den meisten Forschern mit der Richtungskörperbildung in Zusammenhang gebracht, das abgelöste Ende des Achsenstranges von Müller als ein erster, das granulierte Körperchen im lebhaft beweglichen Protoplasmafortsatz von Kupffer, Benecke, Böhm als zweiter Richtungskörper gedeutet. Diese Deutungen sind unhaltbar, da die Richtungskörperbildung, wie wir durch Herfort wissen, abseits vom animalen Pol in ganz anderer Weise abläuft. Vielmehr sind die merkwürdigen Vorgänge Begleiterscheinungen der Befruchtung. Calberla's Leitband des Spermatozoons erinnert am meisten an den Fortsatz, den das Ei von *Asterias glacialis* dem eindringenden Spermatozoon entgegensendet und der von diesem als Eintrittsweg benutzt wird — cône d'attraction Fol's —; der später neu aufsteigende Fortsatz ist unzweifelhaft dasselbe Gebilde, welches an dem Punkt, wo das Spermatozoon eingedrungen ist, bei Seeigel- und Seesterneiern neu auftaucht und von Fol „cône d'exsudation", von anderen Autoren Befruchtungshügel genannt wird. Wenn dadurch Calberla's Angabe, daß das Spermatozoon durch den Achsenstrang in das Ei eindringt, an innerer Wahrscheinlichkeit gewinnt, so verdient doch Beachtung, daß ihr von Kupffer und Benecke widersprochen worden ist, welche angeben, daß das befruchtende Spermatozoon auch an anderen Stellen, sei es zwischen den feinen Protoplasmafäden oder längs einem derselben, in den Dotter gelangen könne. Nach Kupffer und Benecke soll der Achsenstrang eine andere Bedeutung haben; er soll die an den Hüllen hängen gebliebenen Protoplasmatröpfchen gleichsam ablecken, auch anderweitige Tropfen, die durch Umwandlung verspätet eingedrungener Spermatozoen entstehen, ja selbst in den Zwischenraum gelangte unveränderte Spermatozoen aufnehmen, und so eine Art „Nachbefruchtung" herbeiführen. Daß in dieser Weise noch nachträglich Spermatozoen oder auch nur Teile derselben in das Ei sollten aufgenommen werden, scheint nach allen neueren Erfahrungen über Befruchtung gänzlich ausgeschlossen.

Darin stimmen alle neueren Autoren überein, daß die Befruchtung nur durch ein Spermatozoon bewirkt wird. Man findet den Kopf desselben schon bald nach der Besamung im Polplasma, am Grund des sich zurückziehenden Achsenstranges als ein gebogenes, intensiv gefärbtes Stäbchen, zunächst noch ohne Strahlung. Nach Böhm soll das Polplasma infolge der Befruchtung eine doppelte Membran abgeschieden haben: 1) auf seiner Oberfläche eine Dotterhaut; 2) zur Abgrenzung gegen die dotterhaltigen Partien des Eikörpers eine dickere, wellig verlaufende Hülle. Letztere, deren

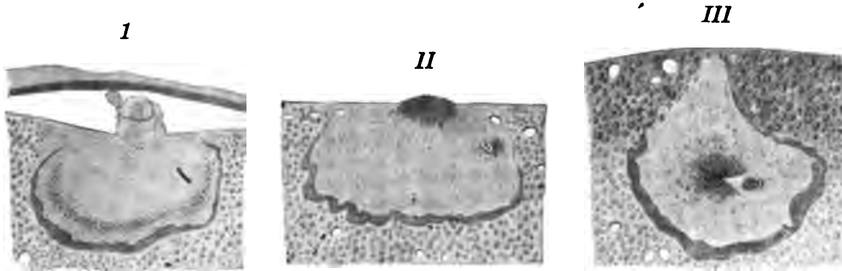


Fig. 165. Befruchtung von *Petromyzon Planeri* (nach Boehm), Chorion und Gallertschicht in II und III weggelassen. I Polplasma mit Befruchtungshügel, enthält den Spermakern zunächst noch ohne Strahlung. II Befruchtungshügel zurückgezogen, Spermakern mit Strahlung. III links Spermakern mit Strahlung, rechts Eikern; Polplasma zieht sich ins Innere des Dotters zurück. Vergr. 300.

Existenz auch von Herfort bestätigt wurde, ist wohl nichts anderes als eine Lage homogenen Protoplasmas, wie sie auch bei der Befruchtung der Teleostier vorkommt. Wenn der Befruchtungshügel gebildet und wieder in das Ei zurückgezogen ist (15 Minuten nach der Besamung), beginnt das Stäbchen des Spermakernes sich in Körner aufzulösen und an einem Ende die Strahlung zu entwickeln. Während die Auflockerung in Körner (Spermatomeriten, Böhm) und die Ausbreitung der Strahlung, die um die ganze Reihe der Spermatomeriten gleichmäßig (?) angeordnet sein soll, Fortschritte macht, beginnt eine Verlagerung des Polplasma, welches allmählich in das Innere des Dotters einsinkt, einige Zeit lang mit der Oberfläche durch einen dünnen, dotterfreien Strang zusammenhängt, schließlich aber von Dotterkugeln allseitig umgeben ist. Der dünne, dotterfreie Strang kann als Spermagang bezeichnet werden, da er den Weg, welchen das Spermatozoon genommen hat, bezeichnet, ähnlich wie wir es noch bei Amphibien kennen lernen werden. Er ist noch 4 Stunden nach der Besamung zu erkennen.

In dem den Spermakern enthaltenden Polplasma haben die früheren Autoren auch den Eikern gesucht; Calberla und Böhm glaubten ihn hier auch gefunden zu haben. Böhm beschreibt ihn als eine undeutlich begrenzte, schwach gefärbte Partie im Polplasma, welche anfänglich oberflächlich, später nach der Abschnürung des 2. Richtungskörpers in den tieferen Schichten gelagert sei. Seine Bilder haben jedoch keinerlei Aehnlichkeit mit den Figuren, welche der sich nach der Richtungskörperbildung rekonstruierende Eikern bietet. Calberla dagegen findet den Eikern am Ende eines Stranges homogenen Plasmas, welcher von dem Polplasma aus eine Strecke

weit nach dem Eicentrum zu in den Dotter vordringen soll, aber von keinem anderen Forscher hat wiedergefunden werden können. Calberla nennt den betreffenden Strang „Spermagang“, weil er der Wanderung des Spermatozoons dienen soll. Sein oberes Ende soll bei der Polansicht des lebenden Eies dem Beobachter inmitten des Dotters als eine scharf umschriebene lichte Stelle, die „innere Mikropyle“, in die Augen fallen.

Nach Herfort's Untersuchungen kann es kaum zweifelhaft sein, daß der Eikern abseits vom Polende des Eies und außerhalb des Polplasma, an der Stelle, wo die Richtungskörper gebildet werden, entsteht und erst später vom Polplasma aufgenommen wird. Doch ist er in letzterem schon angelangt, noch ehe es sich von der Oberfläche abschnürt und in die Tiefe rückt. Wie bei anderen Wirbeltieren, vereinigen sich auch bei den Neunaugen die Geschlechtskerne zu einer Zeit, in welcher sie schon zu Bläschen umgewandelt sind. Das Polplasma ist um diese Zeit schon allseitig von Dotter umschlossen.

b) Hyperotreten (Myxinoiden).

Die Fortpflanzung der *Myxinoiden* war bis in die Neuzeit in tiefes Dunkel gehüllt. Man kannte lange Zeit über nur die merkwürdig gebauten Ovarialeier und einige wenige abgelegte Eier von *Myxine glutinosa*; doch war der Erhaltungsgrad der letzteren für genaue Untersuchungen des Inhaltes völlig unzureichend. Erst im letzten Decennium des verflossenen Jahrhunderts glückte es, in größerer Menge abgesetzte Eier von *Bdellostoma Stouti* (Price, Bashford Dean, Doflein) und einer *Myxinoide* der Küste von Peru (Plate) zu erhalten. Schließlich wurden auch die Fundstätten der abgelegten Eier von *Myxine glutinosa* entdeckt (Jensen, Hjort). Aus den Befunden, welche für *Myxine* (Jensen), besonders aber für *Bdellostoma Stouti* (Doflein, Bashford Dean) gemacht wurden, läßt sich mit Sicherheit entnehmen, daß die Eier nach ihrer Entleerung befruchtet, mittels ihrer terminalen Hakenapparate in Reihen angeordnet und von den lateralen Schleimsäcken aus in Schleimmasse eingehüllt werden. Die Eier von Bdellostoma wurden auf sandigem Grunde, die von Myxine auf felsigem Boden, an Fremdkörpern (*Bryozoen*) befestigt, in großer Tiefe (125 Faden) gefischt. Doch ist es bisher nicht geglückt, Reifungs- und Befruchtungserscheinungen zu beobachten.

Amphibien.

Von allen Wirbeltieren wurden in der Neuzeit die *Amphibien* am meisten zu Untersuchungen über Reifung und Befruchtung der Eier benutzt, weil ihre Eier ein besonders günstiges Material darstellen, für alle im Binnenland lebenden Zoologen bei weitem das günstigste. Abgesehen von der weiten Verbreitung der Tiere kommen hierbei zwei Momente in Betracht, 1) die schon günstige Beschaffenheit der Eier, 2) die Fortpflanzungsverhältnisse.

Mit Ausnahme der beiden lebendig gebärenden Formen *Salamandra atra* und *S. maculosa* sind alle *Amphibien* eierlegend. Bei den *Anuren* wird die Befruchtung im Moment der Eiablage bewirkt, indem das

Männchen, welches auf dem Weibchen hockt und es hinter den Vorderpfoten umklammert, seinen Samen über die Eier ausspritzt, wenn dieselben aus der Kloake entleert werden. Man kann daher ohne Schwierigkeit künstliche Befruchtung bewirken. Auch ohne Umarmung des Männchens lösen sich die Eier aus dem Ovar, treten durch die Bauchhöhle in den Eileiter und Uterus; sie werden sogar nach außen abgesetzt, auch wenn die Weibchen von den Männchen getrennt gehalten werden (PRÉVOST u. DUMAS, NEWPORT, NUSSBAUM). Freilich erfolgt dann die Entleerung verspätet und nicht auf einmal, wie es der Fall sein sollte.

Ebenso kommt es bei den *Urodelen* meist zu keiner echten Begattung, wenn auch zu einem der inneren Befruchtung vorausgehenden Liebesspiel. Die Urodelenmännchen schwimmen zur Zeit der Fortpflanzung an die Weibchen heran, packen sie mit ihrem Maul, schlängeln sich um sie herum und schlagen sie mit ihrem Schwanz. Dabei wird aber nicht, wie man lange Zeit fälschlich annahm, die Kloake nach Art der Vögel auf die Kloake des Weibchens gepreßt; vielmehr entleert das Männchen vor den Augen des Weibchens mehrere mit Spermatozoen gefüllte Samenkapseln, welche dann von dem durch das vorangegangene Spiel in geschlechtliche Erregung versetzten Weibchen in die Kloake eingeführt werden. So wurden wenigstens die Vorgänge bei *Tritonen* (GASCO 1880, ZELLER 1889), *Axolotl* (GASCO 1881), *Diemyctylus* (JORDAN 1893) beobachtet, während die Begattungsvorgänge für andere Arten, so besonders die *Perennibranchiaten* und *Salamandrinen*, noch unbekannt sind, desgleichen auch für die in unserer Gegend nicht vertretenen Gymnophionen. Von den Samenkapseln aus werden die Receptacula seminis des Weibchens gefüllt und aus diesen wiederum die Eier im Moment der Ablage mit Samen versehen. Letzteres ist ein willkürlich ausgeführter Akt, wie aus folgendem hervorgeht. Die bei der Eiablage mit Sperma versehenen Eier werden mit Sorgfalt an Wasserpflanzen befestigt. Nun kommt es aber vor, daß Eier aus der Kloake des Weibchens, auf den Boden des Wasserbehälters herausfallen. Solche Eier sind gewöhnlich nicht befruchtet. Offenbar sind sie ohne aktive Beteiligung des Weibchens herausgekommen, infolge eines zufälligen Druckes auf die Eileiter. Wenn es bei ihnen zur Befruchtung kommt, so ist die Ursache wohl in der zufälligen Anwesenheit von Sperma in der Kloake zu suchen (JORDAN). Wenn somit die Besamung der Eier bei den Urodelen auch eine innere ist, so gelingt doch auch hier die künstliche Befruchtung, man schneidet die Eier aus den Eileitern und übergießt sie mit dem aus den Hoden gewonnenen Samen.

Nach den Angaben LEBRUN's (1902) macht *Diemyctylus torosus* (Californien) eine Ausnahme von den übrigen *Urodelen*, auch von *D. viridescens* (Jordan), indem eine echte Begattung stattfindet, bei welcher das Männchen das Weibchen hinter den Armen umgreift und seine Cloake auf die weibliche Cloake preßt.

Eireife. Ausführliche Besprechung verlangen die Kernverhältnisse und — was damit zusammenhängt — die Reifeerscheinungen des Eies. Schon den Forschern in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts (C. E. v. BAER 1834, RUSCONI A. L. I) war es aufgefallen, daß das Keimbläschen des Froscheies am Ende der Ovarialperiode nach dem pigmentierten Pol aufsteigt und dabei schwindet, daß dann an dem betreffenden Pol eine lichte Stelle inmitten der pigmentierten Umgebung entsteht, der „Keimpunkt" C. E. v. BAER's, die „Cicatricula" von PRÉVOST und DUMAS (A L. I 1824), die „Fovea germinativa" MAX SCHULTZE's (1863), die „fossette germinative" BAMBEKE's (1876), der „Richtungsfleck" FICK's. Aber erst durch die Untersuchungen OSCAR

Schultze's (1886) und später Fick's (1893) wurde dargethan, daß die betreffenden Vorgänge mit der Bildung der Richtungskörper im Zusammenhang stehen. Die Ableitung der Richtungsspindel vom Keimbläschen gelang endlich den Untersuchungen Carnoy's und Lebrun's (1897—1899) und Born's (1894). Letzterer kam dabei zu wesentlich anderen Resultaten als die beiden belgischen Forscher. Die Unterschiede betreffen besonders die wichtige Frage, ob die Chromosomen der Richtungsspindel auf die Chromosomen der Oogonien zurückgeführt werden können, oder ob das Keimbläschen einen Zustand des Kernes darstellt, in welchem die Chromosomen den Charakter individualisierter Bestandteile verlieren. Mit Rücksicht auf die große theoretische Bedeutung der aufgeworfenen Streitfrage für die

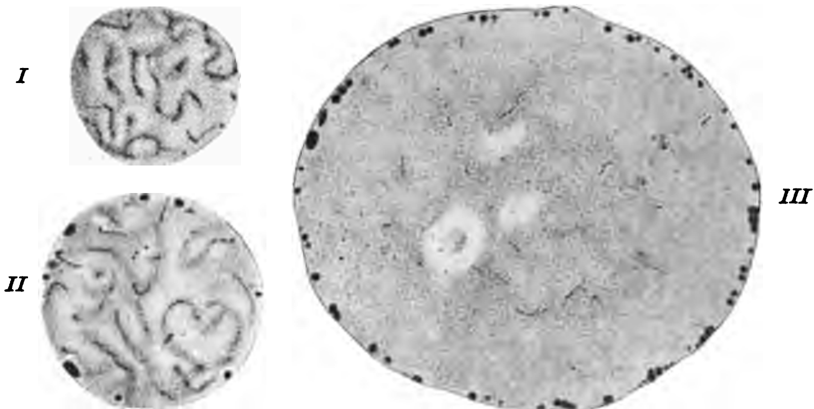


Fig. 166. Keimbläschen von 3 heranwachsenden Eiern von *Triton* (nach Born). I Kern mit chromatischem Kerngerüst. Eigröße ca. 0,05 mm. II Kerngerüst in Aufhellung begriffen, Nucleoli in Bildung. Eigröße ca. 0,07 mm. III Kerngerüst aufgehellt, zahlreiche oberflächliche Nucleoli. Eigröße ca. 0,15 mm. Vergr. 600.

Lehre von der Individualität der Chromosomen und mit Rücksicht darauf, daß die *Amphibien* neben den *Selachiern* die einzigen Wirbeltiere sind, bei denen man bisher die Entwickelung der Richtungsspindel bis auf die Anfangsstadien der Eizelle zurückzuführen versucht hat, ist eine ausführlichere Darstellung der Streitfrage hier am Platz.

In den Ureiern von *Tritonen* (*Molge taeniatus*) beschreibt Born ein chromatisches Kerngerüst mit spärlichen Nukleolen und eine deutlich chromatische Kernmembran. Wenn dann die Ureier die Teilung einstellen und somit zu jungen Eiern werden, ehe aber noch die Dotterablagerung beginnt, wird das Kerngerüst in einen Fadenknäuel verwandelt, bei dem es zweifelhaft ist, ob er aus einem einzigen vielfach gewundenen Stück oder vielen einzelnen Stücken zusammengesetzt ist (Fig. 166 I). Gleichzeitig vermehren sich die Nukleolen und sammeln sich unter der nunmehr farblosen Kernmembran an (II). Während das Keimbläschen wächst und die wandständigen Nukleolen sich weiterhin vermehren, werden die Chromatinfäden immer undeutlicher und lassen sich schließlich nicht mehr nachweisen (III). Zugleich hellt sich das Kerninnere auf. Dasselbe ist von körnigen, wolkigen, sich nicht mehr färbenden Massen (Karyoplasma Born) eingenommen, worunter man wohl das nach Schwund des Chromatins nunmehr zu Tage tretende achromatische Kerngerüst zu verstehen hat. In ihm liegen ein-

zelne Nucleoli. BORN erklärt die Aufhellung des Kerninneren nicht durch eine Auflösung der Chromatinfäden, sondern durch eine feine Verteilung der Chromatinkörnchen im Karyoplasma. In besonders chromatinreichen Eiern soll daher auch zur Zeit der größten Verteilung ein gewisser Grad von Färbbarkeit der Chromosomen erhalten bleiben.

Wenn nun die Dotterbildung in den Eiern beginnt, sollen in den centralen Partien von neuem Chromatinfäden auftreten, oder vielmehr die undeutlich gewordenen wieder wahrnehmbar werden, und zwar als verschwommene Stränge, die aus einem Filzwerk feiner, blasser Chromatinfäden bestehen (Fig. 167). Man kann dann am Keimbläschen 3 Zonen unterscheiden: 1) eine Rindenzone mit stark sich färbenden Nucleoli, 2) eine intermediäre Zone von hellem Karyoplasma, die in der Folge sich nicht nur entsprechend dem Wachstum des Keimbläschens vergrößert, sondern auch auf Kosten der dritten nächsten Schicht wächst

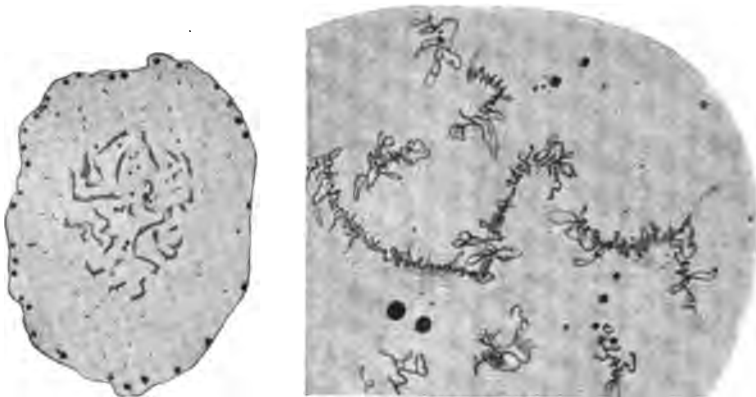


Fig. 167. Keimbläschen eines 0,9 mm großen *Triton*-Eies, 130mal vergrößert; daneben ein Teil 600mal vergrößert (nach BORN).

3) ein mehr oder weniger kugeliges Centrum — der „Centralkörper“ — welches die neu aufgetretenen Chromatinstränge und zwischen ihnen eine wechselnde Zahl verkleinerter und häufig abgeblaßter Nucleoli enthält. Da auch in der intermediären Zone vereinzelte verkleinerte und abgeblaßte Nucleoli auftreten, hält BORN es für wahrscheinlich, daß die peripheren Nucleoli schon auf dem beschriebenen Stadium von der Peripherie nach dem Centrum wandern und hier sich auflösen.

Während der Centralkörper einschrumpft, werden die Chromatinstränge in ihm deutlicher und gewinnen das Aussehen gewundener „Flaschenbürsten“ ein Aussehen, das BORN durch die Annahme erklärt, daß ein einziger feiner Chromatinfaden in enorm viele Schleifen gelegt ist, welche in ihren Windungen von einer gemeinsamen Achse ausgehen und wieder zu ihr zurückkehren. Die einzelnen Schleifen würden sich zu dieser Achse verhalten, wie die Haare einer Flaschenbürste zu der Drahtstütze, an welcher sie befestigt sind.

Während das Keimbläschen an den animalen Pol emporsteigt. vollzieht sich eine auffällige, auch von früheren Autoren (HERTWIG, O. SCHULTZE) beschriebene Erscheinung. Sämtliche Nucleoli rücken von der Peripherie nach dem Innern und häufen sich im Umkreis des Centralkörpers an, hier werden sie immer blasser und undeutlicher

und verschwinden. Auch das Keimbläschen wird aufgelöst mit Ausnahme des Centralkörpers, der zwar ebenfalls an Masse abnimmt, in ansehnlichen Resten aber erhalten bleibt und einen körnigen Körper liefert, die Anlage der Richtungsspindel. Dabei werden aus den in ihrer Form mit Flaschenbürsten verglichenen Chromatinsträngen immer schärfer konturierte Fäden, schließlich die Chromosomen der Spindel. Wie die Umwandlung der Chromatinstränge in Chromosomen vor sich geht, konnte BORN nicht genau verfolgen; immerhin teilt er darüber Einiges mit. Frühzeitig zeigen die Chromatinfäden eine paarige Gruppierung, indem 2 feine Fäden sich umeinander winden, wie es auch von FICK für den Axolotl beobachtet wurde; wahrscheinlich verschmelzen die Stücke eines Paares später untereinander. Da nun aber die Zahl der Paare größer ist als die der Chromosomen der Richtungsspindel, müssen noch anderweitige, weiterer Erforschung harrende Prozesse bei der Umbildung der einen in die andere vorkommen.

Alle bisher besprochenen Veränderungen verlaufen im Ovarium. In Bauchhöhleneiern findet man den Rest des Centralkörpers in eine deutliche Spindel mit Polstrahlung verwandelt. Die Polstrahlung ist wahrscheinlich aus Resten des Keimbläschenmaterials hervorgegangen.

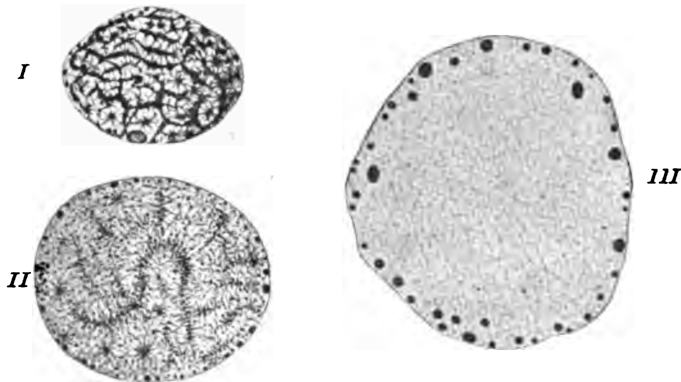


Fig. 168. Umwandlung des Keimbläschens des *Triton*-Eies nach CARNOY und LEBRUN. I Eigröße 0,07 mm, Chromatingerüst beginnt sich in Nucleoli umzuwandeln. II Eigröße 0,09 mm, Umbildung des Chromatingerüstes in sekundäre Nucleoli. III Eigröße 0,11 mm, Kerngerüst völlig aufgehellt, Chromatin ausschließlich in den Nucleoli enthalten. Vergr. 600.

Wesentlich anders lauten die Angaben CARNOY's und LEBRUN's über die Eireife der *Urodelen*, Angaben für welche sich auch FICK (1899) neuerdings mit aller Bestimmtheit ausgesprochen hat. Aus dem anfangs einheitlichen Chromatingerüst der Kerne der jungen Eizellen (Fig. 168 I) sollen hie und da einzelne Chromatinanhäufungen (II) hervorgehen, die „primären Nucleoli“ (= Karyosomen). Ausnahmsweise soll sogar der ganze Faden in Nucleoli umgewandelt werden. Die Regel jedoch ist, daß, nachdem die primären Nucleoli nach der Peripherie gewandert sind, der Rest des Chromatingerüstes sich in eine feinkörnige Masse verwandelt (Magma). Die Züge dieser feinkörnigen Masse sind es, welche von BORN als Chromatinstränge gedeutet werden; sie gehen ganz verloren, indem ihre Körnchen zum Teil sich auflösen, zum anderen Teil nach der Peripherie wandern und hier kleine Anhäufungen bilden, die sich zu sekundären Nucleoli verdichten (III). Schließlich ist alles Chromatin in

den Nucleoli (primären und sekundären N.) enthalten, während die inneren Partien des Kernes von einem durchaus achromatischen Kerngerüst eingenommen werden. Das Kerngerüst war von Anfang an vorhanden, lange Zeit aber durch das in ihm ausgebreitete Chromatin mehr oder minder verdeckt gewesen. Chromosomen sind um diese Zeit nicht zu finden, die Kontinuität der Chromosomen somit sicher unterbrochen; alles Chromatin des Kernes ist in den Nucleoli enthalten.

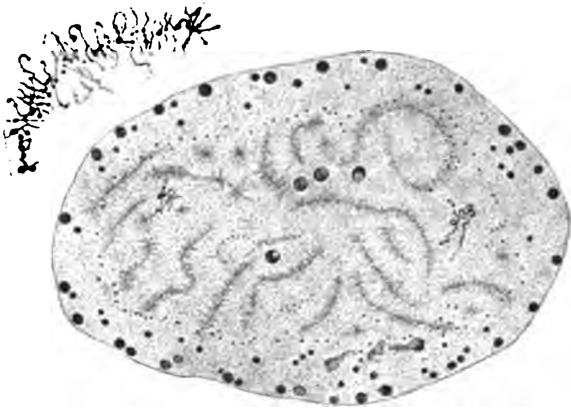


Fig. 169. Keimbläschen eines 0,8 mm großen Eies. Nucleoli wandern in das Centrum und wandeln sich in chromatische Fäden um, Vergr. 180; daneben einer der flaschenbürstenartigen Fäden stärker vergrößert.

Die von Born auf späteren Stadien beschriebenen und als persistierende Chromosomen gedeuteten Figuren wurden von Carnoy auch beobachtet, aber für Abkömmlinge der Nucleoli erklärt. Letztere sollen von der Peripherie in die inneren Partien des Keimbläschens überwandern und hier eine merkwürdige Umwandlung erfahren, die nach den einzelnen Species und je nach den Entwickelungszuständen in einer prinzipiell bedeutungslosen Weise modifiziert sein kann. Bald soll das Chromatin auf dem Kernnetz in mehreren breiten Fortsätzen (pattes d'oie), oder in schlangenartigen Fäden (Chromatinfäden Born's), oder in Form der oben schon besprochenen Flaschenbürsten (goupillons) auswachsen. Dadurch wird immer dasselbe erreicht, Verteilung der Nukleolensubstanz in feine Chromatinkörnchen, die zum Teil aufgelöst werden, zum Teil in der Kernperipherie sich von neuem sammeln und abermals zu Nucleoli werden, welche heranwachsen, um nach einiger Zeit das Schicksal der früheren Nucleoli zu erleiden. So sollen mehrere Generationen von Nukleolen entstehen und immer wieder aufgelöst werden. Demnach sind auch die Chromatinfäden Born's keine dauernden Gebilde, sondern Organisationen, die periodisch kommen und gehen. Häufig entwickeln sich aus einem Nucleolus 2 Fäden, die dann sich umeinander schlingen, ohne daß man jedoch ein Recht hätte, dieser keineswegs konstanten Paarung der Fäden

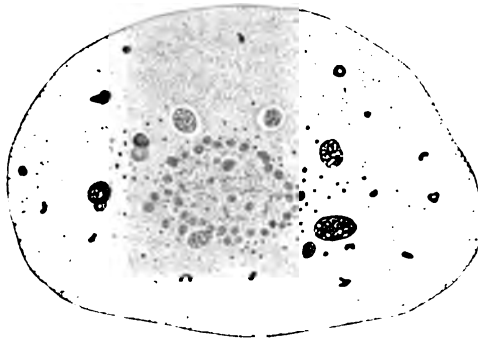


Fig. 170. Keimbläschen eines 1,0 mm großen Eies. Ansammlung der Nucleoli im Innern des Keimbläschens zu einem Haufen. Beide Figuren nach Carnoy und Lebrun.

besondere Bedeutung zuzuschreiben. Wenn nun die Eireife naht und das Keimbläschen die schon von früheren Forschern beobachtete Verlagerung nach dem animalen Pol erfährt, erfolgt die centripetale Wanderung der letzten Generation von Nucleoli, die einen centralen Haufen bilden. Von den vielen hundert Nucleoli werden auch jetzt wieder die meisten aufgelöst, ein verhältnismäßig kleiner Teil — derjenige, welcher in die Wirkungsphäre der neu entstehenden Richtungsspindel gerät — wird zum Aufbau von Chromosomen verwandt, welche ähnlich, wie es schon Oscar Schultze (1886) gethan hatte, aus den Nucleoli abgeleitet werden. Die Umformung der Nucleoli beginnt im Centrum des Haufens und schreitet von da nach der Peripherie vor.

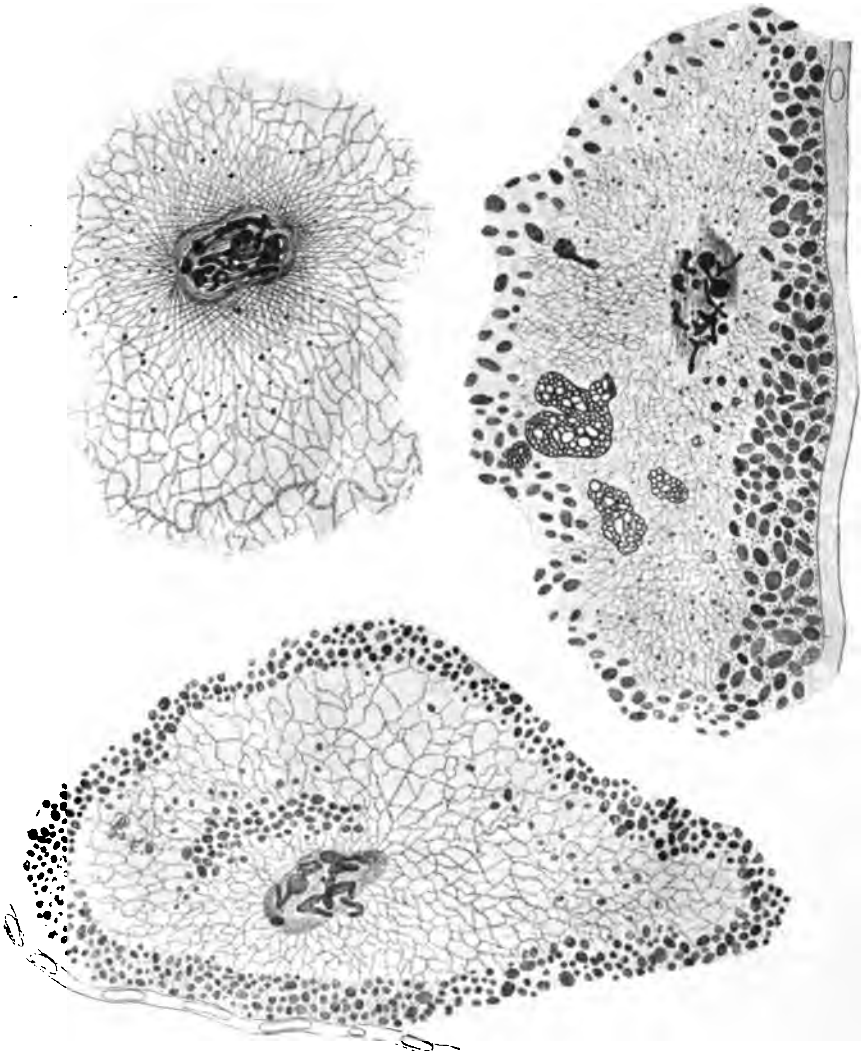


Fig. 171. Verschiedene Stadien der Umbildung des Keimbläschens zur Richtungsspindel von Tritoneiern (nach Carnoy und Lebrun).

Noch bevor es zur Bildung der Spindel kommt, wird die Membran des Keimbläschens aufgelöst; ein Teil des Kernnetzes verdichtet sich — Centralkörper BORN's — was oft in unmittelbarer Nachbarschaft einer Vakuole sich vollzieht, wie solche überhaupt im Material des Keimbläschen zur Entwickelung kommen. Die verdichtete Partie des Kernnetzes wird zur Spindel, indem die Faserzüge zum Teil nach zwei entgegengesetzten Enden orientiert werden, zum Teil — die zu den ersteren quer gerichteten — resorbiert werden. An den Enden der Spindel entstehen Strahlungen, auch diese aus Umbildung des Kernnetzes. Centrosomen sind nicht vorhanden.

[Seit der Drucklegung des vorliegenden Manuskriptes sind CARNOY und LEBRUN (1900) noch einmal ausführlich auf die Besprechung des Amphibieneies zurückgekommen und nach dem Tode CARNOY's in allerneuester Zeit LEBRUN (1902) allein in zwei weiteren Veröffentlichungen. Die von den belgischen Gelehrten gemeinsam verfaßte Abhandlung, welche aber auch erst nach dem Tode CARNOY's erschienen ist, behandelt *Alytes obstetricans*, *Bombinator igneus*, *Bufo calamita* und *Bufo vulgaris*, ferner *Rana temporaria*; die beiden anderen Abhandlungen beziehen sich auf die kalifornische Tritonform *Diemyctylus torosus* und bringen Nachträge zu den früheren Untersuchungen über *Rana temporaria*, *Bufo vulgaris*; zeitlich fällt die erste Abhandlung früher als die weiter unten im Nachtrag referierte Untersuchung HELEN KING's, die beiden anderen später.

In allen wesentlichen Punkten, namentlich in allen Differenzpunkten zu BORN, halten die belgischen Forscher ihre frühere Auffassung aufrecht; die neueren Untersuchungen haben hauptsächlich den Zweck, die Modifikationen, welche der Reifungsprozeß je nach den einzelnen Arten erfährt, klar zu machen. Dieselben beziehen sich auf das Verhalten der Nucleinbestandteile und des Kerngerüsts. Bei *Bufo vulgaris* unterbleibt die Auflösung des chromatischen Knäuels in das feinkörnige Magma; es bildet sich vielmehr sofort eine einheitliche, nukleolenartige Masse. Bei den der Richtungsspindel unmittelbar vorausgehenden Reifeerscheinungen werden bei allen Krötenarten die um diese Zeit in großer Zahl vorhandenen Nucleoli frühzeitig aufgelöst, seltener in das Protoplasma ausgestoßen, so daß nur die für die 8 Chromosomen bestimmten übrig sind (Fig. 172—174). Umgekehrt verschmelzen bei den Fröschen die Nucleoli zu großen, vakuolisierten Chromatinklumpen, welche zur Zeit der Reifung noch alle vorhanden sind und entweder infolge der Auflösung der Kernmembran in das Protoplasma geraten, um resorbiert zu werden, oder, was seltener vorkommt, aus dem Keimbläschen ausgestoßen werden. Die Tritonen vermitteln zwischen diesen Extremen, indem zwar ein Teil der Nucleoli frühzeitig resorbiert wird, andere dagegen zu vakuolisierten Massen verschmelzen, welche ausgestoßen werden. LEBRUN bringt dieses verschiedene Verhalten mit der weiter unten zu besprechenden verschiedenen Geschwindigkeit der Eireife in Zusammenhang und erklärt diese wieder aus der Struktur der Ausführwege, welche bei Tritonen, besonders aber bei Kröten ungeeignet seien, die Eier länger zu beherbergen, bei Fröschen und Unken dagegen eine für längeren Aufenthalt berechnete Ausweitung (Uterus) besitzen.

Bei der Schilderung der Umbildung des Keimbläschengerüsts legt LEBRUN (1902) großen Wert darauf, in welcher Weise die Kernmembran zur Auflösung gelangt: bei den Fröschen soll die Resorption auf der nach dem Centrum gewandten Seite beginnen, bei

Kröten und Tritonen am peripheren Ende. Vor allem aber erfahren wir in den hier referierten 3 belgischen Arbeiten einige, wenn auch ungenügende, so doch etwas ausführlichere Angaben über merkwürdige Strahlungserscheinungen, welche kurz vor der Auflösung des Keimbläschens an diesem bemerkbar werden. Sie wurden auch von Helen



Fig. 172.

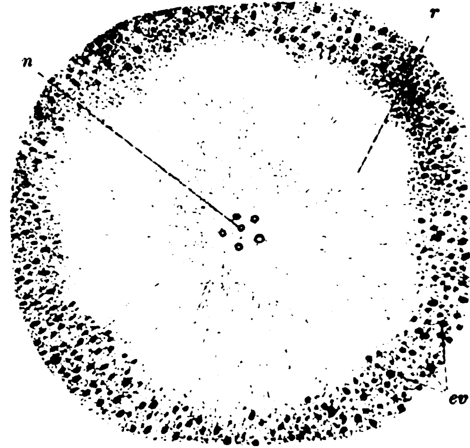


Fig. 173.

Fig. 174.

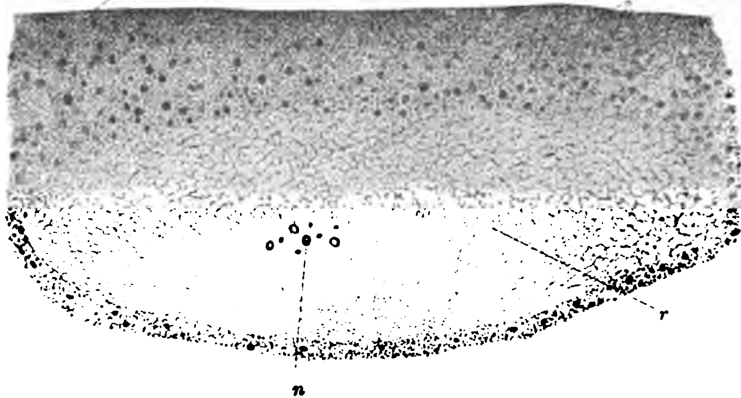


Fig. 172. Axialschnitt eines Ovarialeies eines gepaarten Tieres von *Bufo vulgaris*.
Fig. 173. Aequatorialschnitt durch das in Auflösung begriffene Keimbläschen.
Fig. 174. Schnitt durch das Ovarialei eines gepaarten Tieres, Kern in Auflösung. *mo* Eimembran. *n* Chromatin-Nukleolen. *r* strahlig angeordnetes Kernnetz. *ev* Dotterhohlräume. (Fig. 172—174 nach Lebrun.)

King (cfr. unten) an den Eiern von *Bufo lentiginosus* beschrieben. An den Eiern von *Rana temporaria* und *Bufo vulgaris* wurde von Lebrun eine starke Strahlung aufgefunden, welche auf der nach dem Centrum gewandten Seite des Keimbläschens ihren Sitz hat und bei den Fröschen von einer der Kernmembran dicht angefügten lichten Partie aus wie ein Nordlicht in die Umgebung, also nach den inneren Partieen des Eiplasmas ausstrahlt. Anfangs ist das Kernreticulum in

seiner Anordnung unverändert, später aber konvergieren seine Fasern nach dem Strahlencentrum, und dehnt sich die Strahlung sogar auf das zwischen Eioberfläche und Kern gelegene Plasma aus. Wie bei den Fröschen, so muß auch bei den Kröten ein Zustand, auf welchem das subnukleäre Protoplasma an der Strahlenfigur Anteil hat, sicher existieren, er scheint CARNOY und LEBRUN entgangen zu sein; sie bilden Figuren ab, die wohl sicher zum Teil früher, zum Teil später in die Entwickelung einzureihen sind, als das vom Frosch soeben besprochene Stadium. Ein früheres Stadium erblicke ich in bruchsackartigen Ausstülpungen des Kernes, welche mit aufgelöster Nukleolarmasse erfüllt sein sollen und an der Stelle liegen, welche dem Ausstrahlungscentrum beim Frosch entspricht. In dieser Weise scheint eine die Ausstrahlung hervorrufende Masse erzeugt zu werden, ähnlich wie das Centrosoma in den Cysten von Actinosphaerium und am Keimbläschen von Asteracanthion entsteht. Auf späteren Stadien bilden auch CARNOY und LEBRUN eine derartige Masse in Form einer bikonvexen Linse ab, welche aber merkwürdigerweise nur auf die strahlige Anordnung des Kernnetzes Einfluß gewinnt, aber nicht auf das Protoplasma (Fig. 172—174).

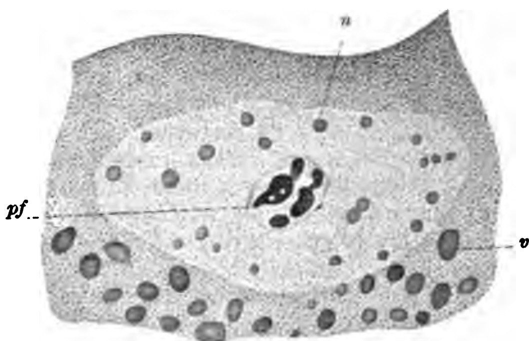


Fig. 175. *Rana temporaria*. Schnitt durch das Keimbläschen eines Leibeshöhleneies. *pf* Spindelanlage. *n* Nukleolen. *v* Dottereinschlüsse (nach LEBRUN).

Aus dem strahlig angeordneten Kernnetz entsteht allmählich die Spindelanlage, die „plage fusoriale“. Sie wird für *Rana temporaria* — abweichend von anderen Amphibien — als ein scharf abgegrenzter ovaler Körper abgebildet, in welchem die für die Entwickelung der Chromosomen bestimmten Nucleoli eingeschlossen sind. Die Fasern der Spindel sollen an den Polen umkehren und in rückläufige Fasern übergehen, so daß man fast an einen einzigen aufgewickelten Faden denken könnte. Bei allen Richtungsspindeln der Amphibien sollen Strahlungen nur vorübergehend auftreten, zur Zeit der Aequatorialplatte; später sollen sie wieder schwinden (Fig. 175).

Bei den Urodelen scheint die von Frosch und Kröte beschriebene Plasmastrahlung nie so ausgeprägt zu sein, sofern sie nicht etwa übersehen worden ist. Wenn auch LEBRUN von analogen Zuständen bei Urodelen spricht, so beziehen sich doch seine Hinweise immer auf vorgerücktere Stadien, auf denen zwar Andeutungen von Strahlungen zu erkennen sind, das Keimbläschen aber sich schon in voller Auflösung befindet.

In dem Streit zwischen BORN und CARNOY über die Persistenz der Chromosomen hat in allerletzter Zeit LUBBOSCH (1902) eine Entscheidung herbeizuführen versucht. Da er von der Ansicht ausging, daß die erheblichen Differenzen, welche im Beobachtungsteil der Arbeiten zwischen CARNOY und LEBRUN einerseits, BORN andererseits bestehen, nur durch die Verschiedenheit der von ihnen benutzten Untersuchungstechnik bedingt sein könne, prüfte er die Zuverlässigkeit der zur Verwendung

gelangten Konservierungs- und Färbe-Verfahren und kam dabei zu dem Resultat, daß die von Born seiner Zeit angewandte Chromsäure die Strukturen zwar ausgezeichnet konserviert, aber ihre Färbbarkeit in hohem Grade beeinträchtigt, so daß man namentlich vom Schicksal der Nukleolen nur sehr unvollständige Kunde erhält. Bei Anwendung sicher wirkender Färbemethoden konnte Lubbosch wie schon früher Fick die Carnoy-Lebrun'schen Befunde von Nukleolen, welche sich in der verschiedensten Weise in Fäden, Stränge und Gerüste auflösen, bestätigen. Er konnte ferner bestätigen, daß die Nukleolen einen großen Teil des dem Keimbläschen zukommenden Chromatins enthalten und daß auch zur Zeit der Genese der Richtungsspindel Nukleolen am Aufbau der Chromosomen beteiligt sind. Dagegen konnte er keine Stadien finden, auf denen alles Chromatin in den Nucleolen festgelegt und keine Chromosomen vorhanden gewesen wären. Damit wird die Persistenz der Chromosomen, wie sie Rückert und Born behauptet haben, wahrscheinlich, in der Weise, daß „zu Zeiten die in ihnen enthaltene Substanz teilweise in Nukleolen übergeht, um nach bestimmten Umwandlungen wieder in fädiger Form dem Kerninhalt zugeführt zu werden". Lubbosch unterscheidet demgemäß in der chromatischen Substanz „zwei Bestandteile, von denen der eine der zu ernährende, der andere der ernährende ist und die man als idiochromatische und trophochromatische Substanz bezeichnen könnte, die jedoch flüssig ineinander übergehen."]

Wenn das Keimbläschen der *Amphibien* an die Oberfläche emporsteigt, bildet sich an gehärtetem Material in der Nachbarschaft desselben ein von körniger Masse erfüllter Raum. Derselbe wird vielfach nur für ein Kunstprodukt erklärt, hervorgerufen durch Schrumpfung infolge der Reagentienbehandlung (O. Hertwig, Bambeke, Carnoy). Andere halten den Raum für ein natürliches Vorkommnis, die körnige Masse für geronnenen Kernsaft, der aus dem schrumpfenden Keimbläschen ausgetreten sei (Goette, Oscar Schultze, Fick, Helen King). Lebrun, der Mitarbeiter Carnoy's, ist von der 1900 (p. 255) noch aufrecht erhaltenen Auffassung, daß der von O. Schultze im Umkreis des Keimbläschens beschriebene Kernsaft ein Kunstprodukt sei, durch seine Untersuchungen an *Diemyctylus* (1902, p. 19) zurückgekommen. Er nimmt an, daß bei der Nukleolenauflösung während der Reife Paranukleinsäuren frei würden, welche durch eine Kontraktion des Kernnetzes samt dem Kernsaft ausgestoßen würden. Dieses Enchylem erstarre beim Kontakt mit dem Protoplasma zu einer homogenen in Reagentien stark gerinnenden perinukleären Masse. — Auf frühen Stadien der Entwickelung zeigt der Kern oft Fortsätze, die in den Dotter ausstrahlen. Auch diese werden vielfach als Kunstprodukte gedeutet, von anderen als amöboide Ausläufer, welche das Keimbläschen in den umgebenden Dotter aussendet. — Was den Inhalt des Keimbläschens anlangt, so wird keineswegs die Existenz eines Karyoplasmas oder achromatischen Kernnetzes allgemein zugegeben. Vielfach wird außer den Nukleolen und Chromosomen nur noch eine bei Reagentienbehandlung Gerinnungsfiguren liefernde Flüssigkeit angenommen (Oscar Schultze, Grönroos 1895, Jordan, Eycleshymer 1895). — Für die Forscher, welche keinen Zusammenhang der Chromosomen mit den Nucleoli annehmen, ergeben sich Schwierigkeiten, die enorme Entwickelung derselben an Masse und Zahl zu erklären. Jordan vergleicht sie den Macronuclei der Infusorien und deutet sie somit als Teile, welche dem lebhaften Stoffwechsel der Eizelle vorstehen, gleichsam als „somatische oder ovogene Kerne". Die gleiche Erklärungsweise verwendet Born, um

die starke Entwickelung der Chromatinschleifen verständlich zu machen; er führt die mit ihr zusammenhängende feinere Verteilung des Chromatins darauf zurück, daß sie den Stoffwechsel der Zelle beherrschen. Die Art, in welcher CARNOY das Chromatin seine Anordnung wechseln und bald in Form von Nukleolen, bald in feiner Verteilung auftreten läßt, würde BORN's und JORDAN's Anschauungen vereinen und Aussicht eröffnen, für die eigentümlichen Umwandlungen des Keimbläschens in dotterreichen Eiern Verständnis zu gewinnen.

Wir sind jetzt bei dem Zeitpunkt angelangt, auf welchem die Eier aus dem Ovar in die Leibeshöhle übertreten. Wenigstens hat man bei allen *Urodelen* (*Tritonen*: BORN, CARNOY und LEBRUN, *Axolotl*: FICK), die man bisher untersucht hat, die Bauchhöhleneier auf dem Stadium der 1. Richtungsspindel angetroffen. Ueber die *Anuren* ist nichts bekannt, mit Ausnahme einer Angabe von OSCAR SCHULTZE, der in Eierstockseiern einer vom Männchen umklammerten *Bufo variabilis* eine sehr kleine Richtungsspindel fand, eine Angabe, die es wahrscheinlich macht, daß bei *Anuren* dieselben Verhältnisse, jedenfalls keine großen Differenzen im Vergleich zu den *Urodelen* bestehen.

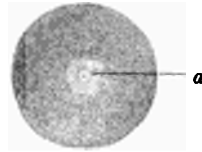


Fig. 176. *Axolotl*-Ei, vom oberen Pol gesehen. *a* Fovea germinativa (nach VAN BAMBEKE). Vergr. 15.

Alle Leibeshöhleneier zeigen, besonders deutlich bei *Urodelen*, die oben schon kurz erwähnte lichte Stelle inmitten der dunkel pigmentierten Eihälfte. Innerhalb der hellen Stelle ist ein scharf umschriebener weißer Fleck (die Fovea germinativa M. SCHULTZE's) und inmitten dieses wieder ein mit bloßem Auge kaum wahrnehmbarer schwärzlicher Punkt. Letzterer bezeichnet den peripheren Pol der Richtungsspindel, um den sich spärliches Pigment angehäuft hat. Der weiße Fleck muß auf die Spindel selbst und das die Spindel umhüllende pigment- und dotterfreie Protoplasma bezogen werden. Die lichte Stelle ist wohl noch eine Folge davon, daß das aufsteigende Keimbläschen das Pigment auseinander drängte, daß nach der Auflösung des Keimbläschens die Dotterplättchen, nicht aber das Pigment in das früher vom Kern eingenommene Gebiet eindringen konnten (O. SCHULTZE).

Etwas einfacher verhält sich die Fovea germinativa der *Anuren*. Bei *Rana esculenta* ist sie eine lichte, ziemlich umfangreiche Stelle. Bei Eiern, welche sich durch besonders starke Pigmentierung auszeichnen, ist die lichte Partie in entsprechendem Maße eingeengt, so daß sie z. B. bei *Rana temporaria* (O. SCHULTZE) und *Pelobates fuscus* (v. BAMBEKE) wie ein weißer, nur mit der Lupe erkennbarer Punkt aussieht.

[Den Ausdruck „Fovea germinativa" gebrauchen CARNOY und LEBRUN (1900) und später LEBRUN (1902) in einem ganz anderen Sinne als M. SCHULTZE und die oben genannten Autoren. Der Ausdruck dient ihnen zur Bezeichnung einer Vertiefung, welche in der letzten Periode der Eireifung am animalen Pol auftritt und in einer korrespondierenden Vertiefung des Keimbläschens zum Ausdruck kommt; sie ist eine mit der Eireife schwindende Struktur, während die Cicatricula von PRÉVOST und DUMAS, die Fovea M. SCHULTZE's erst bei der Reifung auftritt und bis in die ersten Stadien der Furchung sich erhalten kann.]

In der geschilderten Beschaffenheit gelangt das Ei in den Ovidukt. Während es denselben passiert, wird der erste Richtungskörper abgeschnürt. Bei *Tritonen* und wahrscheinlich allen *Urodelen* erfolgt dieser Vorgang in der ersten Hälfte des Oviduktes und ist in der Mitte desselben abgeschlossen (Carnoy und Lebrun). Da individuelle Verschiedenheiten bei Eiern eines und desselben Tieres vorkommen, ist eine genauere Zeitangabe nicht möglich. Dagegen ist es unwahrscheinlich, daß unter normalen Verhältnissen die Variationsbreite so bedeutend ist, um Born's Angaben zu erklären, welcher die Bildung des 1. Richtungskörpers bei *Tritonen* in die untere Hälfte des Oviduktes verlegt. Es ist das um so unwahrscheinlicher, als die über andere *Urodelen* vorliegenden Angaben die Darstellung Carnoy's bestätigen. So kam Jordan bei *Diemyctylus viridescens* zum Resultat, daß die Bildung der 2. Richtungsspindel in der Mitte des Oviduktes schon abgeschlossen ist. Nach Fick sollen die Eier des *Axolotl* ihren 1. Richtungskörper im oberen Abschnitt des Eileiters, vielleicht sogar schon beim Passieren der Leibeshöhle, abschnüren.

Eine weitere Teilung des 1. Richtungskörpers in zwei Stücke, wie sie bei wirbellosen Tieren öfters vorkommt, ist bei den *Amphibien* äußerst selten. Fick beobachtete sie einmal bei *Axolotl*-Eiern. Dagegen scheint es öfters vorzukommen, daß der Kern allein sich teilt und so ein zweikerniger Richtungskörper entsteht.

Wie beim *Amphioxus* und den *Cyclostomen* tritt nach Abschnürung des 1. Richtungskörpers und Regeneration der Richtungsspindel eine Ruhepause ein. Die Bildung des zweiten Richtungskörpers vollzieht sich erst nach Eintritt der Befruchtung; sie erfolgt daher kurze Zeit nach der Ablage des Eies. Die gleichen Verhältnisse, wie wir sie hier für die eierlegenden *Urodelen* kennen gelernt haben, scheinen auch allen *Anuren* zuzukommen. Dafür spricht die Beobachtung O. Schultze's, daß man $^1/_2$ Stunde nach der Befruchtung der Eier bei *Rana temporaria* mit der Lupe verfolgen kann, wie der 2. Richtungskörper abgeschnürt wird, so daß nunmehr auf dem schwarzen Grunde des animalen Poles 2 weiße Körperchen liegen. Das sind die Richtungskörperchen, welche von manchen Autoren, wie z. B. van Bambeke (1870), mit den später zu besprechenden Befruchtungsflecken verwechselt worden sind.

Wenn nach der Bildung des 2. Richtungskörpers der Eikern entsteht und in die Tiefe rückt, schwinden die Bedingungen für die charakteristische Zeichnung, welche das in die Oberfläche des Eies eingefügte periphere Ende der Richtungsspindel hervorruft. Bei *Urodelen* schwindet daher der intensiv weiße Fleck mit seinem pigmentierten Centrum. Dagegen kann sich der umgebende lichte Hof, welcher durch Verdrängung des Pigments beim Aufsteigen des Keimbläschens hervorgerufen wurde, eine Zeit lang noch erhalten, bis die Pigmentierung das verloren gegangene Areal zurückerobert. Bei *Diemyctylus* (Jordan) ist letzteres schon 2 Stunden nach der Besamung der Eier geschehen. In anderen Fällen erhält sich die Fovea länger. Reste von ihr können bei *Tritonen* bis zur Zeit der Zweiteilung (van Bambeke 1880), bei *Rana esculenta* auf 4 geteilten (M. Schultze), ja sogar 8—16 geteilten Eiern (van Bambeke) erkennbar sein. Bei unbefruchteten Eiern unterbleibt die Rückbildung.

Während wir lange Zeit rücksichtlich des zeitlichen Verlaufs der Reifungserscheinungen auf die wenigen oben referierten Angaben angewiesen waren, sind wir neuerdings durch die ausgedehnten Unter-

suchungen Lebrun's über diese Frage in ausführlicher Weise orientiert. Denselben zufolge sind die Unterschiede zwischen den einzelnen Species viel größer, als die obige Darstellung vermuten ließ.

Bei Rana temporaria und Bombinator igneus verschwindet der Kern um die Zeit des Platzens der Follikel. Der erste Richtungskörper wird auf dem Weg zum Uterus gebildet. Bei den Tritonen, bei denen die Eier nicht so lange im unteren Abschnitt der Geschlechtswege verweilen, verschwindet die Kernmembran etwas früher; schon bei der Passage durch die Leibeshöhle ist die erste Richtungsspindel fertig gestellt. Bei der Eiablage, mit welcher die Befruchtung zusammenfällt, wird der zweite Richtungskörper abgeschnürt. Bei Bufo vulgaris werden beide Richtungskörper noch im Ovar gebildet; die reifen Eier passieren dann rasch die Leibeshöhle und die Ausführwege. Diese letztere Angabe lautet sehr befremdlich; sie steht nicht nur in Widerspruch mit unseren Kenntnissen über den Zeitpunkt der Richtungsmitose bei allen übrigen Wirbeltierklassen, sondern auch mit den von anderen Forschern an Kröten gemachten Erfahrungen. Es wurde schon erwähnt, daß Schultze bei Kröteneiern aus der Leibeshöhle die erste Richtungspindel fand; dieser Beobachtung ist hinzuzufügen, daß Helen King (1901) bei der amerikanischen Kröte B. lentiginosus im unteren Abschnitte des Oviducts Eier mit der zweiten Richtungsspindel fand und 10—15 Minuten nach der Befruchtung die Abschnürung des zweiten Richtungkörpers feststellen konnte.

Wenn es somit als Norm betrachtet werden kann, daß der zweite Richtungskörper erst nach der Befruchtung gebildet wird, so scheint es doch vorzukommen, daß es beim Ausbleiben der Befruchtung gleichwohl zur Abschnürung kommt, wenn auch verspätet. Moszkowski (1901) berichtet, daß bei unbefruchteten Froscheiern der zweite Richtungskörper 5—6 Stunden nach der Eiablage auftritt. Auch O. Schultze schildert die Bildung des zweiten Richtungskörpers von Axolotleiern, bei denen nach seiner Ansicht die Befruchtung ausgeschlossen war, während Fick ähnliche von ihm beobachtete Fälle darauf zurückführt, daß die Spermatozoen in die unpigmentierte Seite des Eies eingedrungen waren, wo sie ohne befruchtende Wirkung abstarben. Bei Diemyctylus fand Jordan an unbefruchteten Eiern, welche 48 Stunden vorher entleert waren, den zweiten Richtungskörper noch nicht gebildet.

Nachdem wir so in allgemeinen Zügen die Reifeerscheinungen kennen gelernt haben, müssen wir etwas genauer auf die Struktur der Richtungsspindeln eingehen. Für beide Spindeln gilt folgendes. Kurz nach ihrer Bildung liegen sie zunächst tangential und stellen sich erst später — die 1. Richtungsspindel ungefähr um die Zeit, in welcher der Austritt der Eier aus dem Ovar vorbereitet oder vollzogen wird, nach Born sogar erst im Eileiter — in einen Radius ein. An ihren Enden wurden bisher noch von keinem Forscher Centrosomen beobachtet, wohl aber bei den *Tritonen* wenigstens zur Zeit der Aequatorialplatte deutliche Polstrahlungen (Carnoy, Born, Lebrun), während beim *Axolotl* auch diese vermißt wurden (O. Schultze, Fick). Ueber das Verhalten der Chromosomen haben Carnoy und Lebrun genauere Angaben gemacht. Denselben zufolge würde bei *Tritonen* ein merkwürdiger Fall von Tetradenbildung gegeben sein. Die Chromosomen der ersten Richtungsspindel sind anfänglich gedrungene Stäbe, die senkrecht zum Faserverlauf der Spindel orientiert sind; sie werden zunächst

durch eine äquatoriale Spalte geteilt, welche von der axialen Seite aus einschneidet, das nach auswärts gewandte Ende aber nicht erreicht. Die Teilprodukte biegen von dem ungeteilten Stück aus nach den beiden Spindelenden um und schließen sich dem Verlauf der Spindelfasern an. Es entstehen so 2 von einer gemeinsamen Chromatinmasse ausgehende longitudinale Schenkel. Nun beginnt eine zweite zur ersten senkrechte Teilung, welche in der Richtung der Spindelachse angeordnet ist und daher axial genannt wird. Sie trennt zunächst das ungeteilte Stück in 2 äquatoriale Schenkel und greift dann auf die nach den Spindelpolen zu gerichteten longitudinalen Schenkel über, ohne aber deren Enden zu durchschneiden. Beide geschilderte Teilungen sind in Bezug auf das ursprünglich gedrungene Chromosom longitudinal angeordnet. Bei der ersten Richtungskörperbildung kommt zunächst die in zweiter Linie entstandene axiale Teilung zum Austrag,

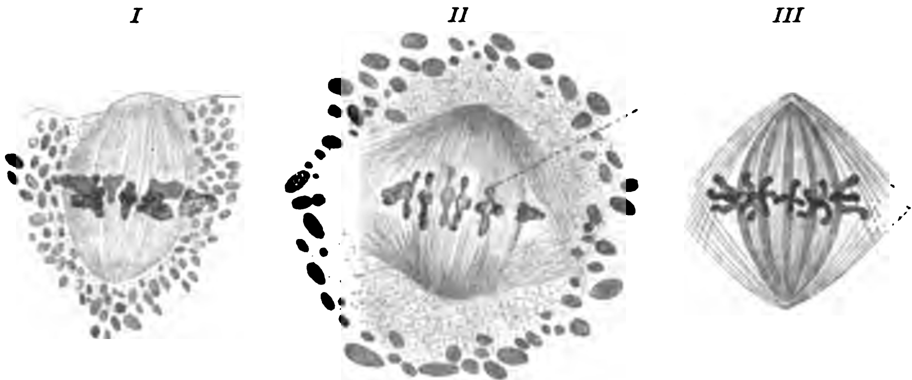


Fig. 177. Erste Richtungsspindel des Tritoneies auf verschiedenen Stadien der Ausbildung. I Aequatoriale Spaltung der Chromosomen. II Zweite longitudinale oder axiale Spaltung der Chromosomen. III Axiale Spaltung zum Abschluß gelangt, Tochterchromosomen gekreuzt (nach Carnoy und Lebrun).

indem die äquatorialen Schenkel auf Kosten der longitudinalen wachsen, bis diese schließlich ganz in erstere einbezogen werden. Ist das der Fall, dann schneidet die axiale Teilung an den bisher verbunden gebliebenen Enden durch. Die Teilprodukte, in denen die äquatoriale Spalte nicht mehr zu sehen ist, nehmen vorübergehend die Anordnung gekreuzter Schwerter an, ehe sie sich zu V-förmigen Chromosomen strecken und auseinanderweichen. In der Spindel des zweiten Richtungskörpers tritt dann von neuem die äquatoriale Spaltung auf. Im weiteren Verlaufe der zweiten Richtungsmitose wiederholen sich dieselben Bilder wie bei der ersten: man findet gekreuzte, stabförmige und später auseinanderweichende, V-förmige Tochterchromosomen. Damit wäre zum ersten Male für Wirbeltiere bewiesen, daß in der ersten Richtungsspindel die Chromosomen eine zweifache Teilung erfahren, eine, welche der



Fig. 178. Zweite Richtungsspindel und erster Richtungskörper (nach Carnoy und Lebrun).

ersten Reifeteilung entspricht, eine weitere, welche verfrüht auftritt und der zweiten Reifeteilung angehört; zugleich wäre aber auch bewiesen, daß beide Spaltungen longitudinal, die zugehörigen Teilungen somit Aequationsteilungen seien.

[Die hier wiedergegebene, von Carnoy und Lebrun gemeinsam entwickelte Auffassung der Chromosomenteilung hat Lebrun in seinen späteren Veröffentlichungen wieder preisgegeben. Was zunächst die Entstehung der Chromosomen aus den Nukleolen anlangt, so soll dieselbe in sehr mannigfacher Weise variieren. Häufig seien so viel Nukleolen vorhanden, als später Chromosomen, deren Zahl für *Bombinator* auf 6, bei *Bufo vulgaris* auf 8, bei *Rana temporaria* auf 10, bei den *Tritonen* auf 12 angegeben wird, so daß jeder Nukleolus ein Chromosom liefere, sei es, indem er sich in die Länge auszieht, sei es, daß er sich zu einem Ring aushöhlt und durch Oeffnen des Ringes zu einem U-förmigen Stück wird. Bei *Tritonen* und *Fröschen* komme es aber auch vor, daß die Nukleoli zu größeren Massen verschmolzen sind, aus denen dann die Chromosomen nach einander herauswachsen.

Die vielen Formen, welche die Chromosomen auf dem Spindelstadium entwickeln, bringt Lebrun nunmehr in folgende Reihenfolge. Zunächst streckt sich das Chromosom in der Richtung der Spindelfasern zu einem schlanken Stäbchen; dieses entwickelt im Spindeläquator nach links und rechts flügelartige Fortsätze, die sich auf Kosten des Hauptkörpers vergrößern, bis sie alle Substanz desselben aufgebraucht haben. Dabei entstehen die schon früher beschriebenen Figuren (die „oiselles", die Andreaskreuzfiguren) als Zwischenstadien, schließlich als Endstadium ein horizontal gestellter, sich U-förmig biegender Stab, der durch Längsspaltung zwei Tochterchromosomen liefert. Demnach würde die verfrühte Anlage der zweiten Teilung fehlen. Auch bei der zweiten Richtungsmitose, soll gewöhnlich eine Längsspaltung, selten eine Querteilung eintreten, Unterschiede, denen Lebrun keinen Wert beimißt.]

Weitere neue Untersuchungen über die Eireife der Amphibien stammen von Helen Dean King (1901) und behandeln das Ei der amerikanischen Kröte (Bufo lentiginosus). Die Verfasserin, welche merkwürdigerweise die umfangreichen Arbeiten Carnoy's und Lebrun's nicht kennt, schließt sich im Großen und Ganzen der Darstellung, welche Born von der Reifung des Tritoneies gegeben hat, an, hat aber nicht die gleiche Vollständigkeit der Stadien erzielt; sie beginnt mit dem Ei des zur Winterruhe sich anschickenden Tieres. Dasselbe hat schon nahezu seine definitive Größe (ca. 1 mm) erreicht



Fig. 179. Querschnitt durch das pigmentierte Ende eines Kröteneies; Keimbläschen im Aufsteigen begriffen mit der merkwürdigen Strahlungsfigur (line of radiation) nach Helen King.

und soll schon im Zwischenraum zwischen Oberfläche und Hülle Perivitellin besitzen und zwar in gleichen Mengen wie das reife Ei, sodaß es nicht zulässig sein würde, das Perivitellin auf den ausgestoßenen Kernsaft des schwindenden Keimbläschens zurückzuführen. Auf seiner dem Eizentrum zugewandten Seite ist das Keimbläschen durch eine sichelförmige Masse, die wahrscheinlich von modifiziertem Protoplasma gebildet wird, vom Dotter getrennt; es besitzt im Zentrum einen von zahlreichen Nucleoli umlagerten Haufen gewundener Chromosomen, die aus stabförmigen, hinter einander gereihten chromatischen Mikrosomen bestehen und am Ende oft in klumpige Masse übergehen, wie es auch Carnoy beschreibt. Im Frühjahr sind die Chromosomen aufgelockert, kaum noch färbbar und zeigen die von Born genauer beschriebene „Flaschenbürsten"struktur. Auf diesem wie dem vorigen Stadium sind die Chromosomen öfters, jedoch nicht stets, paarweis verschlungen. Deutliche paarige Gruppierung tritt erst ein, wenn die Chromosomen sich zu stark färbbaren gedrungenen Fäden verkürzt haben; sie sind dann in der Zahl von 12 Paaren durch das Keimbläschen zerstreut, während die Nucleoli, welche nur zum Teil Chromatin enthalten, der Rückbildung verfallen. Indem die Kernmembran aufgelöst wird, dringen Granula des Protoplasma in das Keimbläschen ein. Dies vollzieht sich sehr frühzeitig zu einer Zeit, in der das Keimbläschen nur die Hälfte seines Wegs zur Oberfläche zurückgelegt hat.



Fig. 180. Strahlungsfigur (line of radiation) eines aufsteigenden Keimbläschens eines Kröteneies, stärker vergrößert, (nach HELEN KING).

Für die Beobachtung der folgenden Reifestadien hat sich als wichtig die Erfahrung herausgestellt, daß die Eier von Kröten, welche die Winterquartiere verlassen hatten, in frischem Wasser heranreiften, auch wenn sie noch nicht aus dem Ovarium ausgetreten waren. Zu Beginn der Auflösung des Keimbläschens macht sich eine äußerst merkwürdige Structur bemerkbar, die „line of radiation": das von unten und innen an das Keimbläschen angrenzende Protoplasma differenziert sich zu einem Band von faseriger Struktur. Das Band verkürzt sich und bildet einen in das Keimbläschen vorgewölbten Bogen, welcher Ausgangspunkt einer intensiven, in das Keimbläschen hinein sich verlierenden Strahlung wird (Fig. 179, 180). Auch an jedem einzelnen Chromosomenpaare tritt Strahlung auf, in deren Centrum jedoch kein Centrosoma nachweisbar war. Zugleich verschmelzen die Centrosomen eines Paares zu einem Ring.

Aus der Radiationslinie entsteht in einer nicht genauer verfolgten Weise die erste Richtungsspindel, deren Enden durch Strahlung, aber keine Centrosomen ausgezeichnet sind. Beim Aufsteigen nach der Ei-

oberfläche verlieren sich die Polstrahlungen; die Spindel liegt dabei mit ihrer Längsachse der Oberfläche parallel; sie gewinnt erst später ihre radiale Einstellung. Inzwischen haben die Chromo-

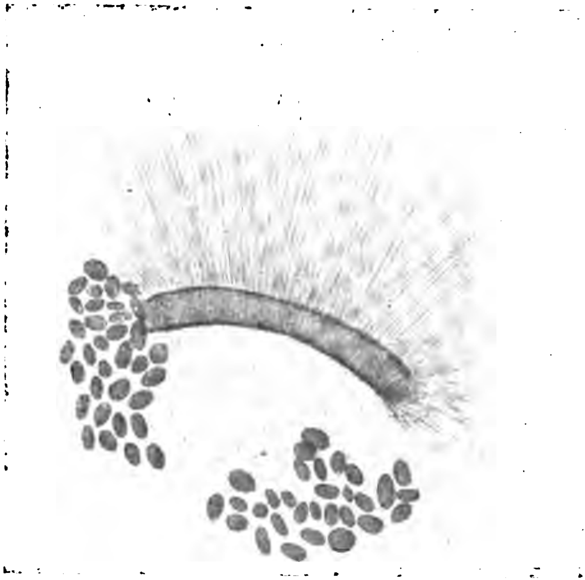


Fig. 181. Strahlungsfigur (line of radiation) eines Kröteneies in Umbildung zur Richtungsspindel nach HELEN KING.



Fig. 182. Chromosomen mit Strahlung aus einem im Aufsteigen und in Auflösung begriffenen Keimbläschens eines Kröteneies nach HELEN KING.

somenringe ebenfalls ihre Strahlung eingebüßt; sie spalten sich der Länge nach in Tochterringe und jeder Tochterring zerfällt in zwei Halbringe, so daß vorübergehend 48 Chromosomen vorhanden sind. Die Zahl wird aber bald wieder reduziert, indem sich die Hälften eines

Halbringes wieder innig vereinigen. Bei der Bildung des ersten Richtungskörpers, welche bei der Durchwanderung des Eileiters erfolgt, rücken die nunmehr V-förmig gestalteten beiden Stücke eines Chromatinringes nach den Spindelpolen auseinander. Da die zu einem Ring verschmolzenen Chromosomen wahrscheinlich Teilprodukte eines Mutterchromosoms sind, wäre die erste Richtungsteilung eine Aequationsteilung. Derselbe Charakter würde der zweiten Richtungskaryokinese zukommen, da bei ihr die vorübergehend rückgängig gemachte äquatoriale Teilung der Chromosomen zum Austrag kommt. Diese Darstellung erinnert sehr an die Darstellung, welche Carnoy von der Teilung der Chromosomen giebt; wenn auch manche Abweichungen im Einzelnen vorhanden sind, welche sich aus der Verschiedenartigkeit des Untersuchungsmaterials erklären, so herrscht doch im Prinzipiellen Uebereinstimmung. — Die Bildung des zweiten Richtungskörpers erfolgt 10 Minuten nach dem Eindringen des Spermatozoons.

[Wie Lebrun, so hat auch Helen King (1902) ihre Auffassung vom Verhalten der Chromosomen erheblich modifiziert. Die ringförmigen Chromosomen mit ihren Strahlungen sollen vollkommen verschwinden; da auch die Nucleoli sich aufgelöst haben, sei es auf einem bestimmten Stadium unmöglich, sich von der Anwesenheit von Chromatin im Keimbläschen zu überzeugen. Erst wenn die „line of radiation“ sich zur Spindel umwandele, entwickeln sich aus schwach färbbaren Körnchen 8—20 unregelmäßige Körper, aus denen die 12 Chromosomen hervorgehen. Diese strecken sich in der Richtung der Spindelachse, wie es Lebrun angegeben hat, dessen weitere Schilderung der Chromosomenteilung von der Verfasserin bestätigt wird.]

Wie schon erwähnt wurde, fällt in der Natur die **Befruchtung der Amphibieneier** in die Zeit zwischen erste und zweite Richtungskörperbildung. Versuche, die künstliche Befruchtung zu einer früheren Periode vorzunehmen, ergaben im großen und ganzen negative Resultate (Born). Eier, welche offenbar erst kürzlich in den Uterus übergetreten waren, — die Hauptmasse befand sich nämlich in den betreffenden Fällen noch in den Tuben oder der Leibeshöhle — ließen sich bei *Rana temporaria* und *Rana esculenta* nicht befruchten; bei *Pelobates fuscus* dagegen erfuhren sie — offenbar infolge von Polyspermie — eine Zerklüftung in unregelmäßige Stücke, die sog. „Barockfurchung“, und gingen zu Grunde. Bei *Tritonen* entwickeln sich zwar sowohl Bauchhöhleneier als auch Eier aus den oberen Eileiterabschnitten, aber nur bei Zusatz von konzentriertem Sperma, und auch dann trat die Eifurchung um einige Stunden verspätet ein. Wahrscheinlich blieben die Spermatozoen in diesen Fällen infolge der konzentrierten Anwendung lange am Leben und drangen erst ein, als der 1. Richtungskörper gebildet worden war.

Bekanntlich sind die Amphibieneier die ersten Eier, für welche das Eindringen der Spermatozoen beim Befruchtungsakt, wenn auch nicht bewiesen, so doch wahrscheinlich gemacht wurde (Newport 1854.) Die Eintrittsstellen werden bei vielen Arten durch charakteristische Pigmentfiguren bezeichnet, die vielleicht schon von Remak gesehen worden sind, unter dem Namen „trous vitellins“ jedoch zuerst von van Bambeke (1870) genauer beschrieben und zu den eintretenden Spermatozoen in Beziehung gebracht wurden. Die „Empfängnisflecke“, wie man die in Rede stehenden Bildungen zweckmäßig nennt, da sie keineswegs Löcher im Dotter sind, werden bei den

meisten *Urodelen* leicht erkannt, entweder mit bloßem Auge oder bei schwacher Lupenvergrößerung. Gewöhnlich findet man sie nur im oberen pigmentierten Abschnitte des Eies als dunkle Pigmentflecke, welche durch einen hellen Hof vom umgebenden lichteren Pigment getrennt werden. Seltener kommen sie auch in der unpigmentierten Eihemisphäre vor; sie sind hier schwieriger zu erkennen, da sie nur durch eine undeutliche mattgraue Verfärbung charakterisiert sind. Bei allen genauer untersuchten *Urodelen* hat sich herausgestellt, daß die Empfängnisflecke in größerer Zahl vorhanden sind. Beim *Axolotl* fand FICK als höchste Zahl 9, VAN BAMBEKE sogar 12. Bei *Diemyctylus*, der nordamerikanischen Tritonart, schwankt die Zahl nach JORDAN zwischen 1—13, das Gewöhnliche ist 6—8; bei unseren einheimischen *Tritonen* scheint die Zahl gewöhnlich geringer zu sein (2—3) und selten auf 12 zu steigen. Genaue Untersuchungen haben zum Resultat geführt, daß jedem Empfängnisfleck ein eingedrungenes Spermatozoon entspricht, daß von den eingedrungenen Spermatozoen immer nur eines, das Hauptspermatozoon, die Vereinigung mit dem Eikern bewirkt, die anderen zu Grunde gehen. Es liegt kein Grund vor, Eier mit vielen Empfängnisflecken für pathologisch zu erklären (MICHAELIS 1897). Denn sie entwickeln sich in ganz normaler Weise zu Larven und finden sich nicht nur bei künstlicher Befruchtung, sondern auch bei Material, welches unter natürlichen Bedingungen abgesetzt wurde. Da durch die Untersuchungen von GRÖNROOS (1895) das Eindringen vieler Spermatozoon auch für *Salamandra maculosa* wahrscheinlich gemacht worden ist, scheint bei *Urodelen* Polyspermie weit verbreitet, wenn nicht allgemein, vorzukommen.

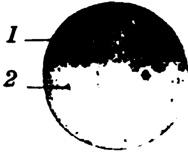


Fig. 183. Befruchtetes Ei vom *Axolotl* mit Empfängnisflecken, *1* innerhalb der pigmentierten, *2* innerhalb der weißen Hälfte des Eies (nach BAMBEKE). Vergr. 15.

Anders verhalten sich die *Anuren*. Die Eintrittsstellen der Spermatozoen sind hier gewöhnlich nicht als Empfängnisflecke äußerlich gekennzeichnet. Zwar beschreiben REMAK und VAN BAMBEKE für die Eier von *Rana esculenta* und *Pelobates fuscus* außerordentlich viel kleinere lichte Stellen, welche BAMBEKE den Empfängnisflecken der *Urodelen* vergleicht. Es scheint hier aber eine Verwechslung mit den Richtungskörperchen vorzuliegen, welche auf dem dunklen Untergrund der stark pigmentierten Eier als weißliche Körperchen trotz ihrer geringen Größe auffallend deutlich sind (O. SCHULTZE). Wahrscheinlich ist der starke Pigmentreichtum der Eier Ursache, daß Abschattierungen, wie sie den Empfängnisflecken der *Urodelen* zu Grunde liegen, nicht zustande kommen. Hiermit steht in Einklang, daß BORN, welcher vergeblich bei vielen *Anuren* nach „Empfängnisflecken" suchte, Andeutungen von ihnen bei den Eiern von *Pelobates fuscus* fand, welche schwächer pigmentiert sind, als es sonst bei *Anuren* zutrifft; es waren „intensiv schwarze, unregelmäßig begrenzte Flecke im dunklen Felde, nicht am oberen Pole".

Weiterhin scheint bei den *Anuren* unter normalen Verhältnissen auch keine Polyspermie vorzukommen. Für die am meisten zu Untersuchungen benutzten Arten (*Rana esculenta*, *Rana arvalis*,

Rana temporaria, ferner für *Pelobates fuscus*) kann es als erwiesen gelten, daß Polyspermie eine krankhafte Erscheinung ist, welche zu einer charakteristischen abnormen Entwickelung der Eier, der oben schon erwähnten Barockfurchung führt.

Für die Kröten dagegen liegen Angaben über physiologische Polyspermie vor. Kupffer (1882) hat an den Eiern von *Bufo vulgaris* und *B. variabilis* unter dem Mikroskop verfolgen können, daß anfangs einige Spermatozoen mit großer Leichtigkeit eindringen, daß dann später noch einige weitere unter großen Anstrengungen sich einbohren, daß schließlich in den Eihüllen Spermatozoen zurückbleiben, denen sich Dotterhügel bis zur Berührung entgegenwölben, ohne ihnen jedoch den Eintritt zu ermöglichen. Auf einem kleinen Teil der Eioberfläche konnten bis zu 5 eindringende Spermatozoen beobachtet werden; demnach müßte die Polyspermie — normale Verhältnisse vorausgesetzt — eine ganz enorme sein. Da indessen die Beobachtungen an Eiern, die mit dem Deckglas bedeckt worden waren, angestellt wurden und über ihre Weiterentwickelung nichts mitgeteilt wird, muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die Eier gelitten hatten. Diese Vermutung liegt um so näher, als die Untersuchung der inneren Befruchtungsvorgänge bei Kröten in 6 Fällen monosperme Befruchtung ergeben hat (Born 1886). Ebenso konnte festgestellt werden, daß, wenn man *Bufo vulgaris* (= *cinereus*) mit *B. variabilis* kreuzt, in der Regel nur ein Spermatozoon eindringt. Bei einem Teil der Eier konnten allerdings auch mehrere Spermatozoen im Dotter nachgewiesen werden. Dies Ergebnis hat jedoch nichts Ueberraschendes, da es sich allgemein bei *Anuren* herausgestellt hat, daß Bastardierung Polyspermie begünstigt. Wenn man nun weiter berücksichtigt, daß von den bastardierten Kröteneiern ein Teil sich normal entwickelte, ein anderer Teil dagegen unregelmäßige Mehrfachfurchung erlitt, wie sie im Gefolge von Polyspermie auftritt, so wird es sehr wahrscheinlich, daß das Eindringen von mehreren Spermatozoen bei Kröteneiern eine normale Entwickelung verhindert.

Helen Dean King (1901) ist bei ihrer Untersuchung der amerikanischen Kröte Bufo lentiginosus ebenfalls zu dem Resultat gekommen, daß unter normalen Verhältnissen nur ein Spermatozoon eindringt und hält Polyspermie bei den Kröten für eine pathologische Erscheinung.

Die Verbreitung der Empfängnisflecke läßt erkennen, daß bei *Urodelen* die Spermatozoen in die Eier an jedem Punkt der Oberfläche eindringen können, wenn auch durch zur Zeit noch unbekannte Verhältnisse der Eintritt in die obere Eihälfte begünstigt ist. Auch hier verhalten sich die *Anuren* abweichend. Unter gewöhnlichen Bedingungen hat man Spermatozoen immer nur in der oberen Eihälfte nachweisen können. Ob der Bezirk der Befruchtungsmöglichkeit so weit reicht wie die pigmentierte Partie, ist dabei fraglich; von mancher Seite wird behauptet, daß bei normalen Froscheiern immer nur eine beschränkte Region im Umkreis des oberen Poles benutzt werde (Michaelis); die Gegend sei dadurch bezeichnet, daß hier die Pigmentschicht ringförmig verdickt ist; sie liegt unmittelbar nach außen von einer hellen Partie, die unter dem Pol des Eies sich findet, an der Stelle, wo die „Figure claviforme" nach dem Eicentrum vordringt. Keinenfalls ist es möglich, von der unteren hellen Hälfte aus ein Froschei zu be-

fruchten. Schon NEWPORT hat die „lokalisierte Befruchtung“ ausgeübt, eine Methode, die neuerdings wieder besonders durch ROUX Anwendung gefunden hat. Er impfte mit einer Glaskanüle Sperma bis in die unmittelbare Nähe der Oberfläche des Dotters in die Eihüllen ein und verhinderte zugleich, daß sich letztere vom Ei abhoben und zu quellen anfingen (vergl. S. 535). Wurde die lokalisierte Befruchtung am schwarzen Pol vorgenommen, so entwickelte sich das Ei; es blieb dagegen ungeteilt, wenn der weiße Pol gewählt wurde. Das Experiment ist öfters bestätigt worden; doch ist es unbekannt, ob und warum die Spermatozoen nicht eindringen oder ob etwa eindringende Spermatozoen keine befruchtende Wirkung ausüben.

Gehen wir nun zur Besprechung der **inneren Befruchtungserscheinungen** über, so haben wir mit gewissen Pigmentverschiebungen zu beginnen, welche durch die eindringenden Spermatozoen hervorgerufen werden (VAN BAMBEKE); sie sind bei den pigmentreichen Eiern der *Anuren* besonders auffällig, in ihrem Bau dagegen am besten zu verstehen bei Eiern, welche wie die Eier des *Axolotls* und der *Tritonen* einen mittleren Grad von Pigmentierung zeigen. Beim *Axolotl* dringt vom Empfängnisfleck aus eine Pigmentstraße (Fig. 184) in nahezu radialer Richtung eine Strecke weit nach dem Eiinneren vor, die „Penetrationsbahn des Samenfadens“ (ROUX); dann biegt sie nahezu recht- oder stumpfwinklig um und liefert einen etwas kürzeren, der Eioberfläche mehr parallel verlaufenden Schenkel, die „Kopulationsbahn“ (ROUX). Aehnliche Pigmentstraßen hat man auch bei den Eiern anderer auf diese Verhältnisse hin untersuchter Amphibien gefunden. Doch scheint die Copulationsbahn bei Anuren (*Rana temporia* ROUX, *Bufo lentiginosus* H. D. KING, *Bufo vulgaris* VAN BAMBEKE) gegen die Penetrationsbahn nicht so scharf abgeknickt zu sein, oft sogar mit ihr einen stumpfen Winkel bilden, was mit dem geringeren Dottergehalt und dem dadurch bedingten tieferen Eindringen des Spermatozoon zusammenhängt. Bei der Wahl des Namens „Kopulationsbahn“ war die Ansicht maßgebend, daß der zweite Abschnitt der Pigmentstraße den Weg bezeichnet, welchen das Spermatozoon, nachdem es eingedrungen ist, einschlägt, um dem von der Peripherie aus sich nähernden Eikern entgegenzukommen (ROUX, JORDAN). Diese Ansicht läßt sich wohl schwerlich aufrecht erhalten, wenigstens nicht für *Urodelen*. Denn das Knie kann schon gebildet werden, ehe noch der Eikern vom Ort der Richtungskörperbildung nach abwärts gewandert ist; es kommt ferner vor, daß die „Kopulationsbahn“ nicht dem nahenden Eikern zugewandt, sondern von ihm abgewandt ist (FICK). Endlich zeigen auch die Nebenspermatozoen, welche sich mit dem Eikern nicht vereinigen, die charakteristische Knickung ihrer Bahn, sogar solche Nebenspermatozoen, welche bei *Urodelen* in den weißen Dotter eingedrungen sind, eine der Einwirkung des Eikerns sicher entzogene Region des Eies. Offenbar hängt die Knickung der Samenbahn mit anderen Ursachen zusammen, höchst wahrscheinlich mit der Drehung, welche die Amphibienspermatozoen, ganz so wie die Spermatozoen anderer Tiere, im Inneren des Eies ausführen müssen, damit das Centrosoma centralwärts zu liegen kommt (FICK).

Bei der außerordentlichen Größe der *Urodelen*-Spermatozoen ist es leicht, auf Schnitten ihr Eindringen in das Ei genauer zu ver-

folgen. Nachdem sie an irgend einer Stelle ohne präformierte Mikropyle die Eihüllen durchbohrt haben, gelangen sie mit allen ihren Teilen: Kopf, Mittelstück und Schwanzfaden, in den Dotter hinein (Fick, Michaelis, Helen King). Man nimmt an, daß dabei das als

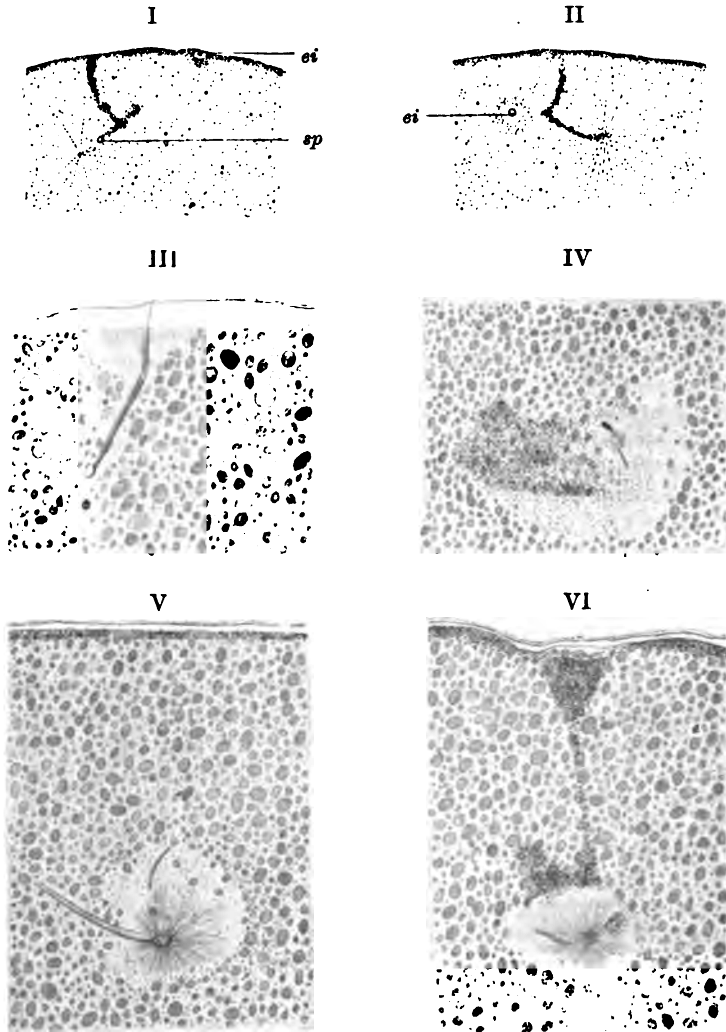


Fig. 184. I u. II Penetrationsbahn und Kopulationsbahn des eindringenden Spermatozoon (*sp*) vom Axolotl in ihrem Lageverhältnis zum Eikern (*ei*). III—VI Verschiedene Stadien des Eindringens und der Umwandlung des Spermatozoons zum Spermakern, stärker vergrößert [nach Fick].

„Spieß“ bekannte spitze vordere Ende des Kopfes den Weg bahnt. Während des Eindringens wird in den Zwischenraum zwischen Ei und Eihülle von ersterem etwas homogene Masse (Protoplasma?) ausgeschieden, welche unter normalen Verhältnissen unansehnlich bleibt, bei pathologischer Polyspermie zu einem ansehnlichen „Extraovat“ anschwillt. Beim Eindringen verursacht das Spermatozoon eine trichterförmigeEinsenkung der oberflächlichsten Dotterlage, den „Penetra-

tionstrichter“ (FICK), der von homogenem Plasma ausgefüllt ist („plasmatischer Empfängniskegel“). Auf seiner Wanderung wird es von der oben besprochenen Pigmentansammlung umschlossen.

Zum Teil stammt die Pigmentansammlung sicher aus der pigmentierten Rindenschicht des Eies, indem Partikeln derselben sich dem nach abwärts rückenden Spermatozoon anschließen. So erklärt es sich, daß bei hochgradiger Polyspermie an Stellen, wo viele Spermatozoen dicht nebeneinander eindringen, die Oberfläche des Eies ganz des Pigments beraubt werden und sich aufhellen kann (BORN). Fraglich bleibt es dabei, ob das Spermatozoon ähnlich einem Magnet eine anziehende Wirkung auf das Pigment ausübt, oder ob es eine Strömung, einen Zufluß von pigmenthaltigem Protoplasma auslöst. Viele Forscher halten die Annahme der Pigmentverlagerung nicht für ausreichend, um die Intensität und Stärke der Pigmentstraßen in manchen Eiern zu erklären; sie nehmen an, daß durch das vordringende Spermatozoon Neubildung von Pigment im umgebenden Protoplasma hervorgerufen werde, da auch in der hellen Hemisphäre des Axolotleies Pigmentstraßen auftreten. Die interessante Beobachtung, daß wenn pigmentreiche (*Bufo vulgaris*) und pigmentarme (*Pelobates fuscus*) Arten miteinander bastardiert werden, die Spermatozoen der letzteren in den pigmentreichen Eiern der ersteren schwach entwickelte Pigmentstraßen erzeugen (BORN), könnte zu Gunsten dieser Annahme verwandt werden.

Einen weiteren Beweis für eine Neubildung von Pigment im Ei erblickt Helen King (1901) darin, daß der Spermakern bei seiner Vereinigung mit dem Eikern einen größeren Pigmentreichtum seiner Umgebung zeigt als auf seiner Wanderuug.

Wir kommen jetzt zur Besprechung der wahrscheinlich für alle Tiere geltenden Umdrehung des Spermatozoon. Der Samenfaden wandert in der Penetrationsbahn in der bekannten Anordnung, voran der Kopf, dann das Mittelstück, dann der Schwanzfaden. Die Umdrehung wird vorbereitet, indem der Kopf am Ende der Penetrationsbahn eine zur bisherigen senkrechte Richtung einschlägt. Innerhalb dieses zweiten Schenkels seiner Bahn soll die Umdrehung erfolgen (FICK), indem die Kopfspitze sich wendet, bis zur Knickungsstelle zurückkehrt und oft sogar über diese hinausdringt, am Pigmenstiefel einen sporenartigen Fortsatz erzeugend. Die Folge der Drehung ist, daß das Mittelstück an die Spitze des Pigmentstiefels zu liegen kommt und, hier aus dem Pigment austretend, eine Protoplasmaansammlung mit Strahlung verursacht. Ihr fügt sich der Spermakern an, der aus Umbildung des Spermakopfs inzwischen entstanden ist, während der lange Zeit noch erkennbare Schwanzfaden aufgelöst wird.

Das Eindringen der Samenfäden vollzieht sich bei allen übrigen Amphibien in gleicher Weise; im Verhalten des Pigments ergeben sich Unterschiede. So fehlt die Pigmentstraße bei den pigmentlosen Eiern mancher *Tritonen* und *Salamandrinen*; andererseits ist sie bei Kröteneiern nicht nur selbst vorhanden, sondern sogar noch in eine weitere Pigmentwolke eingehüllt. Hier bildet sie einen dreieckigen Zipfel, dessen in das Ei ragendes spitzes Ende den Spermakern umschließt. Indem der Zipfel tiefer als bei *Urodelen* in das Innere des Eies vordringt, gewinnt er abändernden Einfluß auf die innere Struktur des Eies, wie z. B. die „Figure claviforme“ (Fig. 185), welche vor dem eindringenden Pigmentzipfel des Spermaganges ausweicht und nach der

34*

Peripherie verschoben wird (Bambeke). Einen mittleren Grad von Entwickelung zeigen die Pigmentstraßen in den Eiern der *Frösche* und *Knoblauchskröten*.

Von besonderem Interesse ist die relative Länge der Pigmentbahnen. Wenn auch hierüber noch keine ausgedehnteren, methodisch durchgeführten Untersuchungen vorliegen, so ergeben sich doch schon jetzt einige beachtenswerte Resultate, besonders wenn man auch die in der Litteratur vorliegenden Abbildungen von Eidurchschnitten, die die Pigmentstraße in ganzer Länge freigelegt haben, durchmustert. Bei allen *Anuren*, über welche Angaben vorliegen, reicht die Pigmentstraße bis nahe an das Eicentrum, so bei *Pelobates fuscus* (van Bambeke), *Bufo vulgaris* (van Bambeke, Born), etwas weniger weit bei *Rana temporaria* (O. Hertwig, Roux). Bei den *Urodelen* ist dagegen die Pigmentstraße äußerst kurz und beträgt nur kleine Bruchteile des Eiradius, so bei *Tritonen* (van Bambeke), *Axolotl* (van Bambeke, Fick), *Diemyctylus* (Jordan). Für *Axolotl* bestimmten Fick und van Bambeke die Länge der Penetrationsbahn und, da die Kopulationsbahn keinen großen Winkel mit der Eioberfläche bildet, damit die Distanz des zur Ruhe kommenden Kernes von der Oberfläche des



Fig. 185.

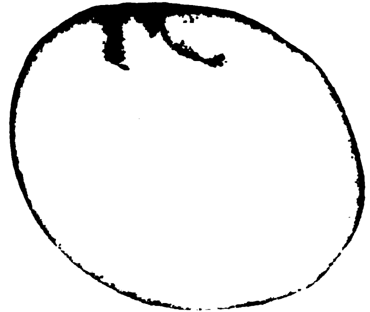


Fig. 187.

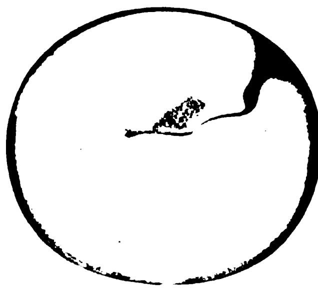


Fig. 186.

Fig. 185. Meridionaler Schnitt durch ein befruchtetes Ei von Bufo vulgaris; von rechts aus dringt die Samenbahn ein, Figure claviforme nach links ausgebuchtet (nach van Bambeke).

Fig. 186. Meridionaler Schnitt durch das befruchtete Ei von Rana temporaria (nach O. Schultze).

Fig. 187. Meridionaler Schnitt durch ein Ei von Molge alpestris (nach van Bambeke). 3 Samenbahnen.

Eies auf etwa $^1/_4$ des Eiradius, d. h. $^1/_8$ des Eidurchmessers. Dieselben Maße fand Michaelis bei *Tritonen*. Die entsprechende Distanz beträgt bei *Rana temporaria* nach Roux 27—32 Proz. der Eiachse, also $^1/_4$—$^1/_3$, nach Michaelis $^1/_4$; d. h. beim Frosch dringen die Samenfäden mehr als noch einmal so tief ein als bei *Urodelen*, was auf einen relativ größeren Gehalt des Eies an Protoplasma hinweist.

Am Eikern ist niemals eine Spur von Strahlung beobachtet worden, auch keine Pigmentanhäufung. Wenn er in die Tiefe wandert, bis er den Samenkern erreicht, hinterläßt er daher auch nicht die geringste Spur des Weges, den er zurückgelegt hat. Ist er dann in die im Umkreis des Samenkerns entwickelte Pigmentmasse eingetreten und hat sich ihm angefügt, so ist eine Unterscheidung beider Kerne nicht mehr möglich. Um diese Zeit teilt sich die vom Mittelstück des Spermatozoons stammende Attraktionssphäre, welche während der Annäherung der Geschlechtskerne noch als ein einheitlicher Körper zwischen denselben eingeschoben war. Wenn die beiden Tochtersphären auseinanderweichen, rücken die Kerne aneinander und verschmelzen, ehe die Chromosomen der Furchungsspindel entstanden sind. Es kommt somit zur Ausbildung eines typischen Furchungskerns. Letzterer liegt beim *Axolotl* und den *Tritonen* halbwegs zwischen Oberfläche und Centrum des Eies, bei den *Anuren* in geringer Entfernung vom Centrum. Auch hierin kommt wieder zum Ausdruck, daß die Eier der *Tritonen* selbst bei gleicher Größe dotterreicher sind als die Eier der *Anuren* und daß die Dotteransammlung besonders in der vegetativen Hälfte des Eies vor sich geht.

Ueber das Lageverhältnis von Ei- und Samenkern macht Roux (1887, S. 181) Angaben, welche mit der hier gegebenen Darstellung nicht in Uebereinstimmung stehen. Während nach der Beschreibung Fick's, welche meiner Darstellung zu Grunde liegt, sich allerdings nur auf Urodelen bezieht, der Eikern von der Stelle, an der er nach Bildung des zweiten Richtungskörpers entstanden ist, direkt nach der Copulationsstelle wandert, giebt Roux an, daß er bei unbefruchteten Eiern nur wenig abseits der Eiaxe und etwa $^1/_5$ des Radius oberhalb des Eicentrum lagere und von hier etwas (um $^1/_5$ Eiradius) nach aufwärts zur Copulation aufsteige. Auffallend an dieser Angabe ist vor Allem das Eine, daß Roux dem unbefruchteten Froschei den Eikern zuschreibt. Für alle genauer untersuchten Amphibieneier ist es erwiesen, daß wie bei den übrigen Wirbeltieren das Ei zur Zeit der Befruchtung noch die zweite Richtungsspindel besitzt und den zweiten Richtungskörper erst nach dem Eintritt des Spermatozoon bildet. So werden die Verhältnisse auch von O. Schultze (1887) für die Froscheier, und neuerdings von Helen Dean King (1901) für die Eier von *Bufo lentiginosus* geschildert. Roux müßte demnach zum mindesten überreife Eier benutzt haben. Indessen auch für diese ist es noch nicht vollkommen sicher gestellt, daß die Eireife unabhängig vom eindringenden Spermatozoon zu Ende geführt werden kann (vergl. hierüber p. 521).

Wie es nach unseren Kenntnissen der Befruchtungsvorgänge selbstverständlich ist, vereinigt sich der Eikern nur mit einem Samenkern. Wo daher, wie bei *Urodelen*, mehr als 1 Spermatozoon eindringt, müssen wir Haupt- und Nebenspermatozoen unterscheiden. Letztere gehen zu Grunde. Zunächst zwar erfahren sie dieselben Veränderungen wie das Hauptspermatozoon (Bildung von Pigmentstraßen bei den in die schwarze Hälfte eingedrungenen Spermatozoen, Drehung des Spermakopfs, Entwickelung einer Attraktionssphäre, ja sogar Teilung derselben), nur daß bei den in die weiße Hemisphäre dringenden Fäden die Empfängniskegel viel schwächer entwickelt sind (Zeichen des geringen Protoplasmagehalts der Region). Dagegen sind niemals Spindelbildungen an ihnen beobachtet

worden. Dieser Punkt verdient besondere Beachtung, da hierin die Urodeleneier sich von den Eiern anderer Tiere, bei denen pathologische und physiologische Polyspermie beobachtet wurde (vergl. Befruchtung der *Selachier*) unterscheiden. Ob direkte Teilungen vorkommen (Braus), ist nicht mit Sicherheit erwiesen. Bei *Tritonen* scheinen sich Reste der Kerne bis in das Blastulastadium zu erhalten, wo sie in einzelnen Blastodermzellen neben den eigentlichen Kernen derselben beobachtet wurden (Braus 1895). Bei Diemyctylus (Jordan) sollen dagegen schon 10 Stunden nach der Besamung die letzten Reste geschwunden sein.

Welcher von den eingedrungenen Samenfäden den zur Befruchtung dienenden Samenkern liefert, ist sicher nur eine Frage des Orts; d. h. der in der Nachbarschaft des Richtungsflecks eindringende Faden wird voraussichtlich die Befruchtung bewirken. Dementsprechend ist es höchst unwahrscheinlich, daß auch ein in den weißen Dotter gelangtes Spermatozoon zur Verwendung gelangt (Fick). Wie ungünstig die Bedingungen für die Befruchtung am vegetativen Pol sind, zeigen am besten die *Anuren*, bei denen eine normale Befruchtung von der weißen Hemisphäre aus überhaupt ausgeschlossen erscheint. Wir haben schon oben die negativen Resultate kennen gelernt, zu denen Newport und Roux gelangten, als sie ihre Methode der lokalisierten Befruchtung auf die vegetative Seite der Froscheier anwandten. Wir haben dabei auf die beiden Möglichkeiten der Erklärung hingewiesen: 1) Die Spermatozoen vermögen nicht einzudringen. 2) Die Spermatozoen dringen zwar ein, können aber nicht zum Eikern gelangen. Erstere Erklärung ist die herrschende, sie steht aber im Widerspruch mit unseren Erfahrungen an anderen Tieren; denn in allen Fällen, welche genauer untersucht worden sind, hat sich herausgestellt, daß die Spermatozoen an allen Punkten der Eioberfläche eindringen können, sofern die Eihüllen überall durchgängig sind (vergl. Befruchtung der *Selachier*); die zweite Erklärung scheint mir mit Rücksicht auf die soeben besprochenen Verhältnisse bei *Urodelen* mehr Wahrscheinlichkeit zu besitzen.

Unter den Erscheinungen, welche an den Eiern der *Amphibien* im Verlauf der Befruchtung auftreten, haben wir schließlich noch eine hervorzuheben, welche schon den ersten Untersuchern der Amphibienentwickelung aufgefallen ist: Befruchtete Amphibieneier liegen stets so im Wasser, daß sie den dunklen Eipol nach oben wenden. Dreht man die Eier um, so daß die helle Seite aufwärts gewandt ist, so ist binnen kurzer Zeit die alte Lage wiederhergestellt. In manchen Fällen erfolgt Rückdrehung der Eier im Laufe einer halben Stunde, in anderen so rasch, daß man beim Drehen die helle Seite kaum zu Gesicht bekommt. Die älteren Angaben lauten, daß diese charakteristische Rückdrehung bei unbefruchteten Eiern ganz ausbleibt. Diese Angaben sind in der Neuzeit dahin berichtigt worden, daß der Prozeß zwar zustande kommt, nur viel langsamer; es bedarf mehrerer, oft 5—6 Stunden, ehe bei allen Eiern die dunkle Seite wieder die obere ist (Born 1884 u. 1884*). Kocht man befruchtete und unbefruchtete Eier, so soll der Unterschied schwinden und beiderlei Eier mit gleicher Schnelligkeit aus der aufgezwungenen Lage in die normale zurückkehren (Roux).

Die Erscheinung beruht darauf, daß die im Amphibienei enthaltenen Substanzen von verschiedener specifischer Schwere und zugleich im Eikörper verschieden verteilt sind. Das Protoplasma und die in ihm enthaltenen Kerne (Ei-, Sperma-

Furchungskern, Keimbläschen) sind leichter als das Dottermaterial. Die leichteren und schwereren Bestandteile sind nun derart verteilt, daß erstere an Masse nach dem pigmentierten, diese nach dem hellen Pol zunehmen. Nach dem dunklen Pol zu werden die Dotterplättchen nicht nur spärlicher, sondern zugleich auch kleiner (O. SCHULTZE). Der pigmentierte Abschnitt des Eies muß daher leichter sein als der helle und muß, wenn das Ei sich in seiner Lage ganz nach seinem Schwerpunkt orientieren kann, nach aufwärts steigen. Das verschiedene Verhalten von befruchteten und unbefruchteten Eiern ist nun darauf zurückgeführt worden, daß die Befruchtung die von Anfang an vorhandenen Unterschiede steigert, indem nunmehr eine zunehmende Konzentration des Protoplasma am animalen Pol eintritt (O. HERTWIG). Ganz besonders deutlich ist diese schärfere Sonderung an den Eiern von *Salamandra maculosa* ausgeprägt, bei denen nach der Befruchtung eine Art protoplasmatischer, auf dem Dotter ruhender Keimscheibe zu stande kommt. Aber die Erklärung genügt nicht. Denn die Unterschiede des specifischen Gewichts im unbefruchteten Ei sind, wie die Versuche mit gekochten Eiern lehren, ebenfalls schon bedeutend genug. Es muß daher bei den befruchteten Eiern noch ein zweites Moment hinzukommen. Dasselbe ist in der freieren Beweglichkeit des Eies innerhalb seiner Hüllen gegeben. Infolge der Befruchtung erfährt der Eikörper eine Kontraktion, so daß zwischen ihm und den Hüllen ein Raum die „respiratory chamber" NEWPORT's, entsteht, der von einer in Reagentien koagulierenden (eiweißhaltigen) Flüssigkeit (Perivitellin) erfüllt ist. Besonders deutlich ist der Raum am pigmentierten Pol (O. SCHULTZE); dieser plattet sich bei der Befruchtung ab; hier tritt daher die perivitelline Masse an abgetöteten befruchteten Eiern wie eine schleierartige Masse auf, die nicht mit dem Richtungsfleck verwechselt werden darf. Wahrscheinlich liegt der von Perivitellin gefüllte Raum zwischen Chorion und Eioberfläche. So lauten die bestimmten Angaben O. SCHULTZE's, die sich mit allem, was über wirbellose Tiere bekannt geworden ist, in bester Uebereinstimmung befinden und auch von andern Forschern, so in der Neuzeit besonders von MOSZKOWSKI (1902) bestätigt worden sind. Doch liegen auch Angaben vor, daß das Chorion der Eioberfläche fest anhaftet und daß der die Beweglichkeit des Eies gestattende Raum sich zwischen Chorion und Gallertschicht befindet (EBENER 1893). Diese für *Triton*eier gemachten Angaben haben sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich. — Zunächst klein, vergrößert sich der Perivitellinraum allmählich. Diese sekundäre Größenzunahme kann nicht aus der Kontraktion des Eies, wie sie durch den Reiz der Befruchtung ausgelöst wird, erklärt werden, sondern nur durch Aufnahme von Flüssigkeit von außen, wie sie CALBERLA experimentell für das Ei von *Petromyzon* nachgewiesen hat. Die Flüssigkeitsaufnahme, welche nur durch Vermittelung der Gallertschicht vor sich gehen kann, ist für die freie Beweglichkeit des Eies von der größten Bedeutung wie aus einigen gleich zu besprechenden Versuchen hervorgeht.

Mit wenigen Ausnahmen gelangen die Amphibieneier während oder kurz nach der Besamung in das Wasser. Dadurch werden die aus dem Eileiter stammenden, durch große Klebkraft ausgezeichneten Gallerthüllen verändert, sie quellen durch Wasseraufnahme an und dehnen sich dabei so gewaltig aus, daß z. B. der bei *Rana temporaria* anfänglich

nur 2,5 mm betragende Durchmesser der Gallertkugel nach $1^1/_2$ Stunde schon auf 5 mm, nach $3^1/_2$ Stunden sogar auf 7 mm anwächst, von da an sich im wesentlichen gleich bleibend (Prévost et Dumas). Durch dieses Quellen der Hüllen wird offenbar den Spermatozoen der Eintritt in das Ei erleichtert, zugleich aber auch die Flüssigkeit geliefert, welche zum Anwachsen des Perivitellinraums notwendig ist.

Man kann nun Amphibieneier künstlich befruchten und das Quellen der Gallerthülle, wenn auch nicht ganz verhindern, so doch auf ein geringes Maß beschränken, wenn man die Eier nicht in Wasser bringt, sondern nur in einem feuchten, am besten durch zeitweiliges Zerstäuben von Wasser mit feinsten Tröpfchen erfüllten, die Weiterentwickelung ermöglichenden Raum kultiviert und bei der Befruchtung den zur Verwendung gelangenden Samen mit sehr wenig Wasser — bei *Tritonen* und anderen *Urodelen* physiologischer Kochsalzlösung — versetzt. Dann wird die freie Beweglichkeit der Eier innerhalb des Chorions behindert oder sogar ganz aufgehoben, indem die Gallerthülle das Ei fest umschließt und die Vergrößerung des Perivitellinraums unmöglich gemacht wird. Vielleicht wird sogar die aus dem Ei herausgepreßte perivitelline Flüssigkeit von der Gallerte aus resorbiert und das Chorion der Eioberfläche wieder aufgepreßt. Ein solches innerhalb der Gallertschicht in „Zwangslage“ befestigtes Ei vermag sich nicht mehr als Ganzes zu drehen, wenn man den Körper, an dem es mittelst der Gallerte festgeklebt ist, z. B. einen zum Experiment benutzten Objektträger, um 180° in der Weise wendet, daß die lichte Hälfte des Eies nach aufwärts schaut (Pflüger). Wohl aber treten dann Umlagerungen im Inneren ein (Born 1884*), die sich aber nur ganz allmählich vollziehen können und es bewirken, daß die leichteren Bestandteile des nach abwärts gewandten animalen Poles samt dem eingeschlossenen Kern wieder nach aufwärts wandern, die schwereren Dottermassen dagegen nach abwärts (Fig. 188). Gewöhnlich geschieht das in der Weise, daß die pigmentierten leichteren Teile auf der einen Seite in gleichem Maße emporsteigen, wie die lichten schwereren auf der

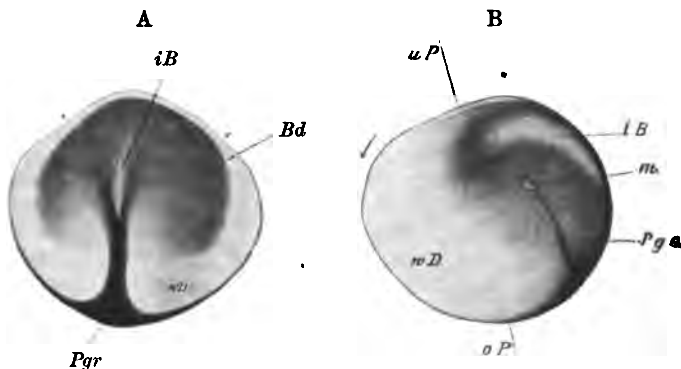


Fig. 188. Eier mit dem dunklen Pol nach abwärts in Zwangslage befestigt suchen die der relativen Schwere der Teile entsprechende Anordnung wieder zu gewinnen. A unterer Pol mit seiner Pigmentrinde (*Pgr*) genau abwärts gewandt. Pigmentschicht steigt axial, fontainenartig empor, das helle Feld unter dem Pigmentpol verfärbend. B Eiachse (*uP–oP*) etwas schräg gestellt. Das aufsteigende Pigment erzeugt eine rotierende Bewegung, deren Richtung durch den Pfeil angedeutet ist. *uP*, *oP* ursprünglich unterer, oberer Pol. *Pgs* Spermastraße. *wD* weißer Dotter. *iB* lichte Dotterinsel im Pigment. *Bd* aufsteigende Pigmentschicht.

anderen Seite abwärts gleiten (B). Indem das Abströmen des Dotters in einer ganz bestimmten Richtung erfolgt, kommt eine symmetrische Struktur der Eizelle zur Ausbildung, welche um so wichtiger ist, weil sie zu den Furchungsebenen in einem bestimmten Verhältnis steht. BORN spricht daher von einem diese Symmetrie bezeichnenden „Strömungsmeridian"; derselbe soll in den meisten Fällen mit dem ersten Furchungsmeridian zusammenfallen, öfters auch senkrecht zu ihm stehen und nur in seltenen Fällen einen spitzen Winkel mit ihm bilden. Seltener erfolgt der Ausgleich, indem das pigmentierte Material im Inneren wie eine Fontaine aufsteigt, während der schwere Dotter allseitig auf der Oberfläche herunterströmt (A).

Es ist selbstverständlich, daß die Strömungserscheinungen im Innern des Eies eine Veränderung der ursprünglichen Pigmentverteilung zur Folge haben. Das fontainenartige Aufsteigen des Pigments bedingt eine graue Verfärbung der nach aufwärts gewandten lichten Partie und im Innern derselben einen dunklen Fleck. Beim Abgleiten des weißen Dotters nach einer Seite findet eine seitliche Verlagerung des hellen Dotterfeldes statt, welches nur noch zum Teil von oben sichtbar bleibt. An dasselbe grenzt eine graue verfärbte Partie der Eioberfläche, den Pol einnehmend. Diese ist so zu erklären, daß wie bei allen Zellen so auch beim Amphibienei die Rindenschicht eine größere Konsistenz besitzt als das Innere und an den Verschiebungen sich nicht in gleichem Maße beteiligt. So bleibt am Pol eine äußerste Lage hellen Dotters erhalten, unter welcher sich das Pigment vorschiebt. Auch eine unter dem pigmentierten Pol vorhandene lichte Stelle wird verlagert und ändert zugleich ihre Form; desgleichen die Pigmentstraße des Spermatozoon.

Wenn man bei Amphibieneiern den Mittelpunkt des dunklen Feldes mit dem Mittelpunkt des hellen sich durch eine Linie verbunden denkt, die gemäß der Kugelgestalt des Eies durch das Centrum gehen muß, so erhalten wir einen bestimmten Durchmesser, welchen wir die „Hauptachse" des Eies nennen wollen. Diese Hauptachse — so lauteten die längste Zeit über die Angaben der Forscher — steht bei Eiern, welche ihrer natürlichen Lage überlassen sind, genau senkrecht; um die Hauptachse herum sind die Eiteile gleichmäßig, d. h. radial-symmetrisch gruppiert. Neuere von ROUX ausgehende, von O. SCHULTZE und MORGAN (1897) fortgesetzte Untersuchungen haben indessen auch unter normalen Verhältnissen für *Rana temporaria* und *Rana esculenta* eine bilaterale Symmetrie des Eies erkennen lassen, welche in einer ganz bestimmten Pigmentanordnung zum Ausdruck kommt. Diese tritt bei *Rana temporaria* nach der Befruchtung auf. Vor und kurz nach der Befruchtung liegt bei den Eiern dieses Frosches die Grenzlinie zwischen pigmentierter und lichter Partie unterhalb des Aequators und demselben genau parallel. Ist die Besamung vollzogen, so hellt sich nach einiger Zeit die an das helle Feld grenzende Partie der pigmentierten Oberfläche auf einer Seite mehr und mehr auf, so daß sie fast wie ein Teil des hellen Feldes aussieht, von der sie sich nur durch eine schwach graue Verfärbung unterscheidet (ROUX). Verfolgt man jetzt die Grenze der pigmentierten Eihälfte, so verläuft dieselbe nicht mehr dem Aequator des Eies parallel, sondern bildet mit demselben einen spitzen Winkel; auf einer Seite liegt die Grenze nach wie vor 45° unter dem Aequator, steigt von hier aus allmählich empor und erreicht auf der entgegengesetzten Seite ihren höchsten Punkt, welcher so ziem-

lich mit dem Aequator zusammentrifft. Würde man jetzt die Mittelpunkte der dunklen und der durch das graue Feld vergrößerten hellen Hemisphäre durch eine Linie verbinden, so erhält man die „sekundäre Eiachse", welche mit dem vertikalen Durchmesser des Eies, der primären Hauptachse, einen spitzen Winkel bildet. Damit ist für das Ei eine Symmetrieebene gegeben, es ist die Ebene, welche man durch beide Achsen legt; sie schneidet den höchsten und tiefsten Punkt der ringförmigen Pigmentgrenze. Nach den übereinstimmenden Angaben Roux's und Schultze's steht diese Symmetrieebene in einem bestimmten Lageverhältnis zum „**Befruchtungsmeridian**", einem durch die Eintrittsstelle des Spermatozoon und die Eiachse bestimmten größten Kreis der Eikugel. Der tiefste Stand des Pigments liegt unter der Eintrittsstelle des Spermatozoons. Unter normalen Verhältnissen soll sich aus dieser durch Pigmentverteilung und Sameneintritt charakterisierten Seite des Eies stets dasselbe Ende des Embryo entwickeln — welches? darüber ist noch keine Einigung erzielt. Ferner soll die Kopulationsbahn, meist auch die Penetrationsbahn des Spermatozoon in der Symmetrieebene liegen. Die duıch die Befruchtung festgelegte Symmetrieebene soll ferner mit der Symmetrieebene des sich aus dem Ei entwickelnden Embryo, der Medianebene, zusammenfallen. Roux hatte nun aus seinen Experimenten über lokalisierte Befruchtung die Auffassung gewonnen, daß der Experimentator es in der Hand habe, den Befruchtungsmeridian willkürlich zu bestimmen. Da durch diesen wiederum die zukünftige Medianebene des Embryo festgelegt werden soll, kam er zum Schluß, daß vor der Befruchtung nur eine Richtungslinie des Embryo bestimmt sei, die Dorso-ventral-Linie, daß über das „Vorn" und „Hinten", „links" und „rechts" erst durch die Befruchtung entschieden werde, und zwar sei das Entscheidende die Kopulationslinie der beiden Geschlechtskerne. (Vergl. darüber den Abschnitt über Teilung, zugleich auch die daselbst gegebenen, die Pigmentverteilung erläuternden Figuren.)

Strittig sind die Symmetrieverhältnisse des Eies von *Rana esculenta*. Hier steht die primäre Eiachse von Anfang an zur Senkrechten geneigt, d. h. schon vor der Befruchtung bildet die Grenze von Hell und Dunkel einen bei *Rana temporaria* erst nach der Befruchtung erkennbar werdenden Winkel mit der Horizontalen. Bezeichnen wir, unbekümmert um die Pigmentverteilung, ausschließlich nach der Anordnung im Raum, den größten Horizontalumfang des Eies als Aequator, so schneidet die Pigmentgrenze den Aequator derart, daß sie auf der einen Seite ebenso viel unter wie auf der anderen Seite über denselben zu liegen kommt. Die Folge davon ist, daß ein Teil des lichten Feldes bei der Betrachtung von oben sichtbar ist und schon vor der Befruchtung eine Symmetrieebene erkennbar wird. Letztere ist eine Ebene, die durch die schräg gestellte Eiachse und die Vertikale gelegt wird; nach O. Schultze würde sie sich unmittelbar zur späteren Symmetrieebene des Embryo fortbilden; diese würde somit schon vor der Befruchtung durch die Beschaffenheit des Eies festgesetzt sein. Roux dagegen hält auch für *Rana esculenta* an der Anschauung fest, daß die definitive Symmetrieebene erst durch die Befruchtung bestimmt werde; er behauptet, daß die Schiefstellung des unbefruchteten Eies mit der des befruchteten Eies nicht identisch sei, daß in die Zwischenzeit ein Stadium der Indifferenz

falle, hervorgerufen durch den Kontakt des Spermatozoon (!!), welches bei seinem Eindringen „eine Umordnung" der vorher bestehenden Anordnung hervorrufe und somit eine neue Symmetrieebene bedinge.

Einen neuen Versuch, die Coincidenz von Medianebene des Embryo, erster Furchungsebene, Symmetrieebene des befruchteten Eies und Befruchtungsmeridian zu erklären, hat in allerletzter Zeit Moszkowski (1901, 1902) gemacht. Er geht aus von den oben referirten Schilderungen Borns über die Strömungserscheinungen, durch welche in Zwangslage befestigte Eier die der Wirkung der Schwerkraft entsprechende Anordnung ihrer Dotterbestandteile wieder gewinnen. Das frisch befruchtete Ei soll sich normaler Weise zunächst in Zwangslage befinden, da erst nach einer halben Stunde Aufenthalt im Wasser die Quellung der Eihüllen so weit gediehen ist, daß das Ei frei rotieren kann. Dagegen wird durch den Kontakt des befruchtenden Spermatozoon sofort die dem unreifen und nicht befruchteten Ei fehlende eigentümliche Beschaffenheit des Dotters hervorgerufen, welche die Umordnung der Teile von verschiedenem specifischem Gewicht, entsprechend den Einwirkungen der Schwerkraft, gestattet. So ist eine Spanne Zeit gegeben, in der das Ei nur durch rotierende Strömung seines Inhalts, nicht durch Rotation seines ganzen Körpers, sich der Wirkungsweise der Schwerkraft anbequemen kann. Daher entwickelt sich bei befruchteten Eiern von Rana temporaria die eigentümliche graue Verfärbung, welche scheinbar zu einer Vergrößerung des weißen Feldes führt und welche in derselben Weise wie bei den Born'schen Experimenten erklärt werden muß. Es ist somit die durch die Befruchtung ermöglichte und durch den Einfluß der Schwerkraft hervorgerufene Entwickelung eines besonderen Strömungsmeridians, welche dem Ei seine symmetrische Struktur verleiht. Daß dabei die Pigmentstraße des Spermatozoon meist ganz oder wenigstens mit ihrem Endabschnitt in die Symmetrieebene zu liegen kommt, erklärt Moszkowski durch die Annahme, daß das Spermatozoon von der Protoplasmaströmung erfaßt wird. Aus dem Zusammentreffen der Symmetrieebene des Eies und des Befruchtungsmeridians könne man daher trotz der Versuche Roux's über lokalisierte Befruchtung nicht schließen, daß erstere von der Befruchtung bestimmt werde, vielmehr seien beide durch einen dritten Faktor, die Ausbildung des Born'schen Strömungsmeridians, bedingt; lokalisierte Befruchtung sei Ursache, daß die Eiachse eine Neigung nach der Befruchtungsstelle erfahre, so daß auch der Strömungsmeridian durch diese Stelle verlaufen müsse.

Die Auffassung Moszkowski's hat durch seine eigenen und Morgan's (1902) Untersuchungen an unbefruchteten Eiern neue Stützen gefunden. Es stellte sich heraus, daß auch an unbefruchteten Eiern von Rana palustris (Morgan) und R. temporaria (Moszkowski), wenn sie in ihrer Lage nicht gestört werden, die besprochene Verfärbung zu Stande kommt, nur sehr viel später, nicht nach ½ Stunde, sondern nach Verlauf von 24 resp. 6 Stunden. Bei Eiern, welche nach der Entleerung ihre pigmentfreie Seite genau nach aufwärts kehren, kann sogar eine graue Verfärbung am lichten Pole auftreten, welche Moszkowski (1902) daraus erklärt, daß hier das allseitige Abfließen des schweren Dotters und das fontainenartige Aufsteigen des pigmentierten Dotters (vgl. Fig. 188 A) stattgefunden hat. Jedenfalls lassen diese Untersuchungen erkennen, daß die graue Verfärbung des Froscheies in Form eines halbmondförmigen Feldes durch

die Befruchtung nicht hervorgerufen, sondern nur in ihrem Zustandekommen begünstigt wird. Auch das Ausbleiben der Verfärbung bei herumstrudelnden Eiern spricht für Beeinflussung durch Schwerkraft.

Moszkowski (1902) und Morgan (1902) vermißten das graue Feld an den Eiern mancher Frösche. Moszkowski konnte sich überzeugen, daß starke Pigmentierung diese Eigentümlichkeit verursacht. Die dem grauen Felde entsprechende Struktur würde vorhanden, nur durch die starke Pigmentierung verdeckt sein. In ähnlicher Weise muß man wohl den Mangel des charakteristischen Feldes bei pigmentfreien und pigmentarmen Eiern erklären. Denn, wenn die Erklärung Moszkowski's richtig ist, wofür viele Erscheinungen sprechen, müßte die dem grauen Feld zur Ursache dienende Dotterumlagerung bei allen Amphibien vorkommen, nur daß ihr Sichtbarwerden an besonders günstige Pigmentverhältnisse geknüpft wäre.

Immerhin darf nicht übersehen werden, daß der Erklärungsversuch Moszkowski's auch auf Schwierigkeiten stößt. Die zur Befruchtung gelangenden Froscheier liegen bei ihrer Entleerung — wenigstens ist darüber nichts Gegenteiliges bekannt — regellos durcheinander; ihre Axen werden daher im Moment der Befruchtung mit der Richtung, in welcher die Schwerkraft auf sie wirkt, die verschiedensten Winkel bilden. Demgemäß müßten auch die Umlagerungen, welche durch die Strömungen im Inneren des zunächst noch in Zwangslage befindlichen Eies vor sich gehen, sehr verschieden ausfallen; in gewissen Fällen, nämlich bei allen Eiern, deren Axen von Anfang an genau in der Richtung der Schwerkraftswirkung eingestellt sind, müßten sie vollkommen fehlen und demgemäß auch die durch die Schwerkraftswirkung hervorgerufenen Verfärbungen; in anderen Fällen müßten die Verfärbungen schwach, in dritten Fällen sehr hochgradig sein. Damit stehen die Beobachtungen nicht im Einklang, welche lehren, daß das durch Verfärbung entstandene graue Feld bei allen Eiern von gleicher Größe ist. Auch kann man die von Roux und O. Schultze gegebenen Schilderungen nur so verstehen, daß die befruchteten Eier sich zunächst vertikal einstellen, was freie Beweglichkeit voraussetzt, und daß dann erst die Verfärbung des grauen Feldes eintritt, also zu einer Zeit, in der keine Zwangslage mehr vorhanden ist. Aehnliche Einwürfe hat Kathariner (1902) gemacht und besonders betont, daß von Anfang an lotrecht stehende Eier keine durch Schwerkraftswirkung bedingte Symmetrieebene und daher auch nicht die Vorbedingungen zu normaler Entwickelung erlangen könnten.

Auch die experimentelle Prüfung der von Moszkowski aufgeworfenen Frage hat zu keinem günstigen Resultat geführt. Kathariner brachte Eier teilweise schon 7 Minuten nach der Befruchtung in Wasser, welches durch einen eingepumpten starken Luftstrom in lebhafte Rotation nach allen Richtungen versetzt wurde. Damit wurde die Entwickelung eines bestimmten Strömungsmeridians unmöglich gemacht, und hätte nun, wenn Moszkowski Recht hätte, eine normale Entwickelung ausgeschlossen sein müssen. Das traf aber nicht zu, vielmehr lief die Entwickelung durchaus normal ab.

Den Einwänden Kathariner's gegenüber hat Moszkowski (1902) seine Auffassungsweise erneut verteidigt durch den Hinweis, daß in der Natur thatsächlich nicht alle Eier eines Eierballens — wahrscheinlich diejenigen nicht, denen die Schwerkraft keine Symmetrieebene induziert habe — sich entwickeln, daß ferner möglicherweise

schon kurze Einwirkung der Schwerkraft genüge, um eine Umgruppierung der Teile einzuleiten, wenn dieselbe auch erst sehr viel später zum Ausdruck komme.

Roux legt bei seiner Polemik gegen Moszkowski viel Gewicht auf ein 1883 und 1885 angestelltes Experiment (1902). Befruchtete und unbefruchtete Eier wurden in eine Gummilösung gebracht, deren Concentration den Eiern das Schwimmen ermöglichte, und die in demselben Maße erhöht wurde, als die Eier durch Schrumpfen ein höheres spezifisches Gewicht erhielten. Dann sollen die befruchteten Eier sich von unbefruchteten dadurch unterscheiden, daß sie 15—30 Minuten nach Beginn des Experiments „eine Aenderung der Neigung der Eiachse, fast immer verbunden mit starker Umdrehung (bis zu 100°), um die Eiachse" erfuhren. Die erste Wirkung der Befruchtung sei somit eine neue innere Anordnung des Eimaterials, welche keine Folge der Schwerkraft sein könne, weil sie vielfach ihr entgegen erfolge. Ich habe dieses Experiment bisher nicht erwähnt, weil ich ihm keine Beweiskraft beimesse. Es läßt sich bei ihm garnicht absehen, in welcher Weise die das Ei in höchstem Maße schädigenden Diffusionsströme — die meisten Eier gingen vor Eintritt der Zweiteilung zu Grunde — auf die Bewegungen des Eikörpers einen Einfluß ausüben.

Wenn ich die vielen von Roux, Schultze, Moszkowski, Morgan und Kathariner gemachten Experimente und Beobachtungen überblicke, so komme ich zum Resultat, daß weder die Schwerkraft noch die Befruchtung nötig sind, um dem Ei die zur Symmetrieentwickelung des Embryo nötige Anordnung der Teile zu verleihen. Die Möglichkeiten hierzu sind in dem Ei selbst enthalten, wie besonders die Eier der Tritonen zeigen, deren langgestreckte Gestalt, wie wir sehen werden (cfr. Eifurchung), in ganz bestimmten Beziehungen zu den ersten Furchungsebenen und der späteren Meridianebene des Embryos steht. Das schließt nicht aus, daß in vielen, vielleicht sogar in den meisten Fällen, die Schwerkraft gleichwohl in der von Moszkowski durchgeführten Weise einen umordnenden Einfluß ausübt, durch welchen die Lage des Furchungsmeridians neu bestimmt wird, nämlich in allen Fällen, in welchen die Verteilung von leichten und schweren Bestandteilen anfänglich der Einwirkung der Schwerkraft nicht entspricht.

III. Dipneusten und Ganoiden.

Mit Rücksicht auf die große Uebereinstimmung, welche im Bau der Eier und im Charakter des Furchungsprozesses zwischen ***Dipneusten*** und ***Ganoiden*** besteht und in dem betreffenden Kapitel eine gemeinsame Besprechung beider Gruppen zweckmäßig erscheinen läßt, mögen sie auch an dieser Stelle vereint abgehandelt werden. Wir haben hierzu um so mehr Veranlassung, als wir für beide Gruppen über Reifung und Befruchtung nur sehr spärliche und lückenhafte Erfahrungen besitzen. MARK (1890) bildet für ***Lepidosteus*** eine in geringer Entfernung von der Mikropyle gelagerte Richtungsspindel ab, die nach Lage und Bau mit der Richtungsspindel der Amphibien übereinstimmt. Die Bildung eines Richtungskörpers (zweifellos des zweiten) wurde einige Zeit nach der Befruchtung von BASHFORD DEAN (A. L. III. 5) beobachtet. SALENSKY (A. L. III. 5. 1881) hat bei Sterleteiern verschiedenerlei Befruchtungsstadien (Kopulation von Ei- und Samenkern) beobachtet. Die Kerne — und so auch später der

Furchungskern — finden sich am Ende einer trichterförmigen Pigmenteinstülpung, welche vom Eipol aus in der Längsachse des Eies in das Innere eine Strecke weit hineinragt. Ob diese Pigmentstraße durch das eingedrungene Spermatozoon veranlaßt ist oder der Figure claviforme der Anureneier zu vergleichen ist, läßt sich bei unseren dürftigen Kenntnissen nicht entscheiden. — Künstliche Befruchtung scheint bei allen *Ganoiden* möglich zu sein, sie wurde thatsächlich durchgeführt von Bashford Dean bei *Lepidosteus* und von Salensky und Ryder bei *Acipenseriden*; bei *Dipneusten* wurde sie nicht versucht.

Wie in der Natur die Befruchtung vollzogen wird, ist noch immer unbekannt. An Laichplätzen, die bei *Amia* nestartig zurecht gemacht werden, drängen sich Männchen und Weibchen der Ganoiden eng zusammen (Fülleborn 1894, Bashford Dean A. L. III, 5, 1896, 1902). Wahrscheinlich werden die Eier wie bei den Knochenfischen im Moment der Entleerung im Wasser befruchtet. Sie kleben dann an Steinen und Wasserpflanzen einzeln fest. Eine besondere Klebschicht scheint nicht vorhanden zu sein; vielmehr gewinnt die Zottenschicht des Eies im Wasser eine klebrige Beschaffenheit. Bei *Lepidosteus* und *Amia* bewachen die Männchen die abgelegten Eier und eine Zeit lang auch die junge Brut. Ueber die Befruchtung bei *Dipneusten* wissen wir nichts, wahrscheinlich erfolgt sie wie bei den Ganoiden. *Lepidosiren* (Graham Kerr A. L. III, 6) baut eine Art Nest, einen mehrere Fuß langen Gang, ähnlich demjenigen, der zur Zeit der Dürre in den Schlamm gebohrt und als Aufenthaltsort benutzt wird, immerhin aber von ihm im Aussehen verschieden. In ihm bewacht das Männchen die abgelegten Eier. Das erst in letzter Zeit von Budgett (1901) gefundene Nest von *Protopterus* wird abseits von einem Tümpel und mit demselben durch einen Kanal verbunden errichtet. *Ceratodus* (Semon A. L. III, 6, 1893) legt die Eier einzeln an geeignete Laichplätze.

IV. Teleostier.

Mit den *Teleostiern* beginnen wir die Reihe der Wirbeltiere mit meroblastischen Eiern. Freilich unterscheiden sich ihre Eier von den übrigen meroblastischen Eiern in ganz auffälliger Weise; sie sind unverhältnismäßig klein und dotterarm und messen etwa so viel Millimeter wie die Eier der *Haie*, *Reptilien* und *Vögel* Centimeter. Nach ihrer Größe sollte man eine totale, wenn auch stark inäquale Furchung erwarten. Am besten läßt sich dies klar machen, wenn man die Eier der *Teleostier* und die der *Amphibien*, *Dipneusten* und *Ganoiden* nach ihrer Größe vergleicht; ich gebe, um dies zu erläutern, eine kurze Uebersicht einiger in der Litteratur vorliegender Maße.

a) Teleostier.

Serranus scriba (Hofmann)	0,8	mm
Heliasis chromis (Hofmann)	0,85	„
Gasterosteus aculeatus (Kupffer)	0,9	„
Crenilabrus tinca (List)	0,9	„
Ctenolabrus sp. (Agass. Whitman)	0,9	„
Ostseehäring (Kupffer)	0,9—1,0	„
Nordseehäring (Boeck)	1,5	„
„ (Fulton)	1,18	„
Platessa platessa (Fulton)	1,2	„
Gadus morrhua (Ryder)	1,3	„

Perca fluviatilis (His)	1,4	mm
Trutta fario (Blanc)	4—5	„

b) Amphibien, Ganoiden, Dipneusten.

Bufo lentiginosus (King)	0,6—1,5	„
Pelobates fuscus (Bambeke)	1,5	„
Rana temporaria	2,0	„
Tritonen (Ebener)	1,6—2,0	„
Salamandra maculosa (Grönroos)	3,5—5	„
Nototrema fissipes (Weinland)	10	„
Acipenser ruthenus (Salensky)	2,0	„
Ceratodus Forsteri (Semon)	2—3	„
Lepidosteus osseus (Dean)	3—5	„
Protopterus annectens (Graham Kerr)	3,5—4,0	„
Lepidosiren paradoxa (Graham Kerr)	6,5—7,0	„

Wenn trotzdem bei keinem *Teleostier*, soviel wir wissen, inäquale Furchung vorkommt, so hat das seinen Grund darin, daß mehr als bei irgend einem anderen Wirbeltier das formative Protoplasma von dem Nahrungsdotter geschieden ist und sich zu einer scharf abgegrenzten Keimscheibe am animalen Pol des Eies sammelt. Für diese Scheidung ist Eireife und Befruchtung, auf die wir nunmehr eingehen, von der größten Bedeutung.

Am Ei eines *Teleostiers* haben wir vornehmlich drei Bestandteile zu unterscheiden: 1) eine dünne Rindenschicht, 2) den Keim, im wesentlichen eine Verdickung der Rindenschicht, 3) die von Keim und Rindenschicht umschlossene Dottermasse.

Die Rindenschicht bildet an den meisten Punkten der Eioberfläche eine äußerst dünne Lage, welche von vielen Forschern, so z. B. von Oellacher, für eine Dottermembran gehalten wurde; sie enthält meist gefärbte Oelkugeln, welche die verschiedenartige Färbung des Eies bedingen. Während sie bei jungen Eiern mit Fortsätzen in die unterliegende Dottermasse eingreift, ist dies beim reifen, befruchtungsfähigen Ei bei der überwiegenden Mehrzahl der Fische nicht mehr der Fall. Vielmehr liegt die Dottermasse in ihr wie in einem Sack, was an die Anordnung des Fettes innerhalb der Fettzelle erinnert, ein Vergleich, der auch wiederholt gezogen worden ist.

Die Keimscheibe zeigt bei den einzelnen Arten ein sehr verschiedenes Verhalten. Ich schildere zunächst im Anschluß an Behrens (1898) den Zustand vom Ei der *Salmoniden*, welcher für die meisten Fische Geltung zu haben scheint. Beim abgelegten, aber unbefruchteten Ei ist hier die Keimscheibe zwar schon vorhanden, aber wenig ausgeprägt; sie ist eine Lage von geringer Dicke, welche allmählich in die Rindenschicht übergeht. Durch die Befruchtung wird ein Wechsel hervorgerufen, indem am Keimpol eine enorme Vermehrung des Protoplasmas eintritt, so daß schließlich die Dicke der Scheibe wohl auf das 6—7fache der ursprünglichen Dicke angewachsen ist. Gleichzeitig verkleinert sich der Radius der Keimscheibe; ihre Ränder setzen sich von der Umgebung schärfer ab, schließlich sogar mittelst einer ringförmigen Furche. Am Ende der Befruchtungsperiode ist die Keimscheibe ein dickes Polster, welches sich steil einerseits über die Oberfläche des Dotters emporwölbt, andererseits in eine Vertiefung desselben eingebettet ist (Fig. 189).

Es giebt nun Eier, bei denen vor der Befruchtung die Keimscheibe noch gar nicht differenziert ist. Ein derartiges Beispiel ist das Heringsei (Kupffer 1878, Bambeke A. L. III, 4), für welches namentlich Brook (1886) angiebt, daß vor der Befruchtung das Protoplasma noch durch den ganzen Dotter verbreitet ist und sich erst ganz all-

mählich nach der Befruchtung aus dem Innern nach dem Mikropylpol des Eies sammelt. Andererseits giebt es Eier, bei denen schon sehr frühzeitig eine deutliche Keimscheibe entwickelt wird. Am auffälligsten scheint dieselbe bei folgenden Formen schon längere Zeit vor der Befruchtung aufzutreten: *Blicca* (C. E. v. Baer 1835), *Thymallus vulgaris*

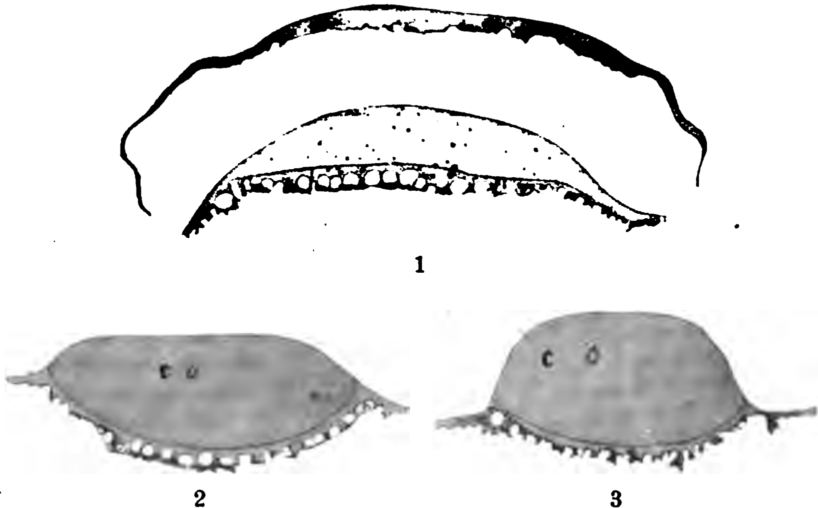


Fig. 189. Querschnitte durch die Keimscheibe des Forelleneies auf verschiedenen Stadien der Entwickelung, 1 20 Minuten, 2) 3 Stunden 20 Minuten, 3) 5 Stunden 45 Minuten, 4) 7 Stunden 15 Minuten nach der Befruchtung. *c* Spermastrahlung. (Nach Behrens.)

(His, Ransom A. L. III, 4), *Tinca vulgaris*, *Lota vulgaris* (van Bambeke). Da es sich bei der vorliegenden Frage um graduelle Unterschiede handelt, ist es begreiflich, daß selbst für dieselben Arten die Angaben verschiedener Autoren voneinander abweichen. So vermißt Lereboullet (A. L. III, 4, 1854) die Keimscheibe vor der Befruchtung beim *Hecht* und *Barsch*, während His (1873) sie für den Hecht angiebt. Selbst für den *Hering*, dessen Ei oben auf Grund der meisten Angaben als Typus eines Eies ohne Keimscheibe vor der Befruchtung aufgestellt wurde, nimmt Hoffmann (A. L. III, 4) eine, wenn auch schwach ausgeprägte, Keimscheibe an. (Viele Angaben über diese Verhältnisse macht Ryder, A. L. III, 4, 1884).

Die Frage wird noch durch einen weiteren Umstand kompliziert: es ist offenkundig, daß wenigstens für viele Eier, man kann sogar sagen für die meisten, schon in der Uebertragung in das Wasser ein kräftiger Anreiz gegeben ist, welcher die Konzentration der Keimscheibe veranlaßt. So wurde es für *Crenilabrus pavo* (List A. L. III, 4), *Hecht* (Kupffer, Lereboullet), *Corregonus palaea* (C. Vogt), beobachtet, während das Ei des *Herings* beim Liegen im Wasser zwar eine Zunahme der Rindenschicht (Brook) aber selbst nach stundenlangem Liegen im Wasser keine Differenzierung der Keimscheibe erkennen läßt (Kupffer, Brook). Alle Autoren stimmen aber darin überein, daß in den Fällen, in denen das Liegen im Wasser auf die Bildung der Keimscheibe einen Einfluß ausübt, der Prozeß viel rascher und energischer

verläuft und ein höheres Maß erreicht, wenn Befruchtung zuvor eingetreten ist. Daß auch bei befruchteten Eiern die Konzentration der Keimscheibe relativ spät ihren Höhepunkt erreicht, lehren die Erfahrungen, daß beim *Hering* dieser Zeitpunkt erst mit 2 Stunden, bei der *Forelle* sogar mit 7—8 Stunden eintritt.

Ueber die Herkunft des die Keimscheibe liefernden Protoplasma sind die Untersuchungen ebenfalls noch nicht zum vollkommenen Abschluß gediehen. Als sicher kann nur das Eine gelten, daß die Hauptmasse präformiert ist und aus anderen Teilen des Eies herbeiströmt. Die Befruchtung löst daher lebhafte Bewegungserscheinungen im Ei aus; man kann das Rindenprotoplasma in dicken Strängen nach dem Keimpol fließen sehen. Oft bewegen sich Kontraktionswellen über die Oberfläche des Eies. Beim Stichlingsei konnte ich verfolgen, wie das Ei sich in der Richtung des Keimscheibenpols streckt, wie es dann sich sanduhrförmig einschnürt, die Schnürfurche nach dem Keimscheibenende vorwärtsschreitet, so daß dieses sich zuspitzt, bis schließlich das Ei in nahezu Kugelgestalt zur Ruhe kommt. Dabei kann vorübergehend bei manchen Arten auch eine scheibenförmige Ansammlung von Protoplasma an dem der Keimscheibe gegenüberliegenden Ende des Eies, dem Gegenpol, zu stande kommen (Kupffer 1878) sie ist aber stets nur vorübergehender Natur. Sehr häufig werden die besprochenen Erscheinungen von langsamen Oscillationen der gesamten Eizelle innerhalb des Chorions begleitet; das obere Ende beschreibt dabei größere und kleinere Kreise (His). Ist bei Forellen (Oellacher, Henneguy) die Keimscheibe einmal gebildet, so erheben sich auf ihr unregelmäßige Höcker und Wülste, welche nach kurzem Bestand schwinden, um durch andere ersetzt zu werden (Fig. 190).

Eine Folgeerscheinung der beschriebenen Protoplasmabewegungen ist der „disque huileux" Lereboullet's, eine Anhäufung von Fetttröpfchen unter der Keimscheibe, welche von dem zusammenströmenden Protoplasma mitgeschleppt werden.

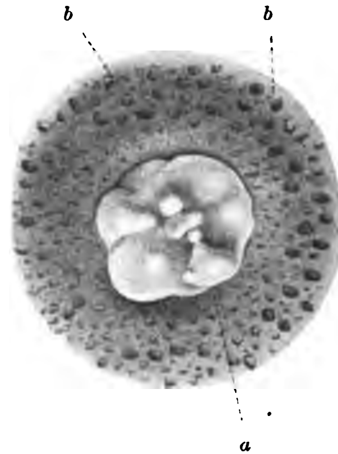


Fig. 190. Oberfläche des Forelleneies kurz nach der Befruchtung, schwach vergrößert. *a* Keimscheibe in amöboider Kontraktion, *b* Dotter. (Nach Oellacher).

Vielleicht entsteht aber die Keimscheibe nicht nur durch Zusammenströmen des vorhandenen Protoplasma, sondern auch durch Bildung neuen Materials, welches durch Einschmelzen des Dotters erzeugt wird. Infolgedessen treten Erweichungsfiguren mannigfacher Art im Innern des Dotters und unter der Keimscheibe auf, wie solche besonders von Kupffer und Brook für das Heringsei geschildert wurden.

Wir haben noch eine Anzahl weiterer Erscheinungen zu besprechen, die in analoger Weise wie Bildung und Fertigstellung der Keimscheibe in manchen Fällen ausschließlich durch die Befruchtung, in anderen Fällen

schon durch die Uebertragung in das Wasser, wenn auch in einer weniger ausgesprochenen Weise, hervorgerufen werden. Während Ovarialeier vom Chorion dicht umschlossen werden, bildet sich später der Schalenraum aus, die „breathing chamber“ Ransom's, ein Raum, innerhalb dessen der Eidotter sich frei bewegen kann. Zwei Momente spielen hierbei eine Rolle. Die Dotterkugel kontrahiert sich, indem sie wahrscheinlich Substanzen (Perivitellin? Gallerte?) entleert; umgekehrt wird das Chorion durch Eindringen von Flüssigkeiten gebläht. So kommt es, daß das Ei als Ganzes sich vergrößert, die eigentliche Dotterkugel dagegen kleiner wird. Beim Heringsei fand Kupffer das Ei vor der Befruchtung in einem Fall 0,9, in einem anderen 1,0 mm groß, nach der Befruchtung dagegen das Ei selbst auf 0,85:0,92 resp. 0,97:0,92 mm verkleinert, die Schale dagegen auf 1,2 resp. 1,29 mm vergrößert. Das gesamte Ei erfährt durch die Flüssigkeitsaufnahme eine Gewichtszunahme, welche von Henneguy (A. L. III, 4, 1888) für das Forellenei bestimmt wurde: 127 mg vor der Befruchtung, 132 mg einige Zeit nach der Befruchtung.

Sehr bemerkenswert ist endlich die Aufhellung der Dotterkugel, welche bis zu einem gewissen Grad bei allen Eiern eintritt, in ganz besonders auffälliger Weise sich an den marinen pelagischen Eiern äußert. Diese werden vollkommen wasserklar und so durchsichtig, daß sie im Wasser schwer wahrnehmbar sind. Die Aufhellung erfolgt bei manchen Eiern, z. B. von *Alosa* nur nach der Befruchtung, bei anderen, z. B. *Gadus* unabhängig von ihr (Ryder). Die Ursache ist im Zusammenfließen der Dotterstücke in eine einzige zusammenhängende homogene Kugel gegeben. Dieses Zusammenfließen wird offenbar dadurch ermöglicht, daß Protoplasmastränge, welche ursprünglich sich im Dotter ausbreiteten, sich aus ihm nach der Keimscheibe zurückziehen. Auch werden die feinen Körnchen gelöst, bei den pelagischen Eiern von *Ctenolabrus*, wie Agassiz und Whitman (1889) beobachteten, schon wenige Sekunden nach Uebertragung des Eies in das Wasser. Innerhalb der einheitlichen Dottermasse findet sich bei den meisten pelagischen Eiern eine einzige große Oelkugel, seltener mehrere kleinere gesondert. Diese Oelkugeln liegen am Gegenpol und sind Ursache einer sehr auffälligen Erscheinung. Wie bei allen übrigen dotterreichen Wirbeltiereiern sind auch die Fischeier in der Regel so orientiert, daß der protoplasmareichere Hauptpol nach aufwärts gewandt ist. Alle mit einer Oelkugel versehenen pelagischen Eier schwimmen dagegen umgekehrt, die Keimscheibe nach abwärts. Selten findet sich diese vom gewöhnlichen Verhalten abweichende Gleichgewichtslage auch bei Eiern ohne Oelkugeln, so bei Dorscheiern (Ryder).

Eine andere Erklärung der merkwürdigen Aufhellung der Teleostiereier giebt Fulton (1898). Nach ihm soll die Aufhellung noch innerhalb des Ovariums ausschließlich durch Flüssigkeitsaufnahme erfolgen, was die Dotterkugeln, das innerhalb der Rindenschicht befindliche Protoplasma (!) und sogar das Keimbläschen (!!) auflöse. Bei Eiern, die am Boden oder an Wasserpflanzen abgesetzt werden (z. B. von *Clupea harengus*, *Cyclopterus lumpus*, *Cottus scorpius*, *Lophius piscatorius*), sei die Wirkung nicht so energisch wie bei den glashell durchsichtig werdenden Eiern der *Pleuronectiden* u. a. Die Folge der Wasseraufnahme sei eine enorme Volumszunahme der Eier, bei *Platessa platessa* von 0,9 auf 2,4 cbmm, bei *Gadus aeglefinus* von 0,53 auf 1,6 cbmm, *G. morrhua* von 0,38 auf 1,37 cbmm,

Rhombus maximus von 0,18 auf 0,55 cbmm, *Hippoglossus vulgaris* von 8,2 auf 28,7 cbmm. Durch das Anschwellen des Eies werde das Chorion ausgedehnt und in ein dünnes Häutchen verwandelt. Ferner vermindere sich das specifische Gewicht des Eies. Das Schwimmen der pelagischen Eier sei auf diesen Umstand zurückzuführen.

Solange der Schalenraum noch nicht entwickelt ist, liegt die Mikropyle über dem Centrum der Keimscheibe. Diese genaue Orientierung hört auf, wenn Flüssigkeit durch das Chorion eindringt und dem Ei gestattet, sich innerhalb seiner Hüllen und unabhängig von ihnen frei zu bewegen.

Die Befruchtung der Teleostiereier erfolgt, abgesehen von den lebendig gebärenden Formen (Zoarces viviparus), außerhalb des mütterlichen Organismus im Wasser, woraus sich die Möglichkeit der künstlichen Befruchtung ergiebt. Bei den Experimenten über die beste Art der Handhabung derselben haben sich merkwürdige, in ihrer physiologischen Bedeutung noch unverständliche Erscheinungen herausgestellt. Die Spermatozoen der Knochenfische sind innerhalb der Hoden und deren Ausführwege unbeweglich; erst wenn sie ins Wasser übertragen werden, beginnen sie beweglich zu werden und herumzuschwimmen. Die Zeit ihrer Aktivität ist aber, wie schon QUATERFAGES fand, äußerst kurz: die Spermatozoen der *Forelle* stellen schon nach 30 Sekunden ihre Bewegungen ein und sind dann zum Befruchten nicht mehr brauchbar; selten ist es, daß Fischspermatozoen viele Minuten am Leben bleiben. HENNEGUY (A. L. III, 4, 1888) bestimmte die Dauer der Beweglichkeit beim *Stichling* auf 30 Minuten, ich selbst auf $^3/_4$ Stunden. Für die künstliche Befruchtung hat sich daher am zweckmäßigsten das sogenannte „trockene Verfahren“ erwiesen: man benutzt Eier und Samen zunächst ohne Wasserzusatz; erst nachdem man den Samen vorsichtig mittelst einer Gänsefeder über die Eier verbreitet hat, setzt man Wasser zu. Unter diesen Bedingungen werden nahezu alle Eier befruchtet. Wenn man dagegen erst Samen und Eier mit Wasser versetzt und dann durcheinander mengt, bleiben zahlreiche Eier — meist etwa 30 Proz. — unbefruchtet. Da die Befruchtung in der Natur voraussichtlich unter ähnlichen Bedingungen vor sich geht, ist zu vermuten, daß auch hier viele Eier unbefruchtet bleiben.

Ueber die Dauer der Befruchtungsfähigkeit bei den Eiern liegen wenige und zum Teil widersprechende Angaben vor. KUPFFER (A. L. III, 4, 1878) konnte Heringseier noch nach 24-stündigem Aufenthalt im Meereswasser befruchten. Dagegen sind nach HENNEGUY (A. L. III, 4, 1888) die Eier der *Forelle* bei Aufbewahrung im Wasser schon nach 30 Minuten nicht mehr befruchtungsfähig, während sie in feuchter Luft 2–3 Tage aufbewahrt werden können, ohne daß eine normale Entwickelung dadurch unmöglich würde.

Ueber die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge selbst sind wir auf wenige Arbeiten angewiesen, welche in vielen Punkten voneinander abweichen, was bei den Schwierigkeiten, mit denen die Untersuchung zu kämpfen hat, verständlich ist. Vollkommen unbekannt ist die Umbildung des Keimbläschens in die Richtungsspindel; sie wird sicherlich noch innerhalb des Ovariums eingeleitet, da die der Bauchhöhle entnommenen Eier höchstens noch geschrumpfte Reste des Keim-

bläschens mit einem Haufen von Chromosomen enthalten (Blanc 1894). Abgelegte Eier zeigen eine in den Eiradius eingestellte Spindel, von welcher alle Forscher annehmen, daß sie die erste Richtungsspindel sei. Wenn sich diese Annahme als richtig erweisen würde, würden die Knochenfische eine Ausnahmestellung unter den *Wirbeltieren* einnehmen. Denn da sofort nach der Eiablage auch die Befruchtung eintritt, würden die Spermatozoen in das Ei eindringen, ehe noch der erste Richtungskörper abgeschnürt wurde, während bei den übrigen Wirbeltieren, deren Eireife bisher genauer untersucht worden ist, die Spermatozoen zur Zeit der zweiten Richtungsspindel die Befruchtung bewirken. So ist es selbst bei *Petromyzon* und *Amphioxus*, welche sich noch am ehesten mit den *Teleostiern* vergleichen lassen, da ihre Eier bei der Entleerung nicht lange, dem Urogenitalsystem entstammende Eileiter zu passieren haben.

Nun ist ja die Möglichkeit, daß die Eireife der *Teleostier* im Vergleich zu den übrigen *Wirbeltieren* verspätet eintritt, nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen. Giebt es doch auch wirbellose Tiere, wie die viel untersuchten *Ascariden*, bei denen sogar die Umwandlung des Keimbläschens in die Richtungsspindel erst nach dem Eindringen des Spermatozoon vor sich geht. Indessen ist zu beachten, daß wir noch immer über Reifung und Befruchtung der Teleostiereier ungenügend unterrichtet sind.

Ueber die Vorstadien der Eireife bei *Teleostiern* fehlt es leider ganz an methodischen Untersuchungen. Auch die ausführlichste Arbeit auf diesem Gebiet, welche wir Cunningham verdanken (1898) ist zu unvollständig; man kann aus ihr nur entnehmen, daß bei *Teleostiern* sich ähnliche Vorgänge abspielen wie bei *Amphibien* und *Selachiern*, dagegen liefert sie keine Ergänzung zu dem, was wir von den genannten beiden Gruppen wissen. — In den jüngsten Eiern von *Pleuronectiden* konnte Cunningham ein Kernnetz mit einem großen Nucleolus, später noch mehrere kleinere Nucleoli nachweisen. Letztere waren chromatisch, das Kernnetz achromatisch; doch rechnet Cunningham mit der Möglichkeit, daß genauere Untersuchungen vielleicht noch Andeutungen von Chromosomen, wie sie Rückert für *Elasmobranchier*, Born für *Amphibien* beschrieben hat, nachweisen werden. Eier welche etwa $^1/_3$ der definitiven Größe erreicht haben, besitzen Keimbläschen mit zahlreichen chromatischen Nucleoli, doch finden sich auch um diese Zeit schon Zustände, auf denen das Centrum des Keimbläschens von einem besonderen Bezirk eingenommen wird, in welchem ein Teil des Chromatins zu Fäden oder einem Netzwerk angeordnet ist. Untersucht man Eier aus Ovarien, welche in der letzten Reife begriffen sind, so trifft man die Nukleolen — offenbar auf der Wanderung nach dem Centrum begriffen — in den tieferen Schichten des Keimbläschens, oder anstatt ihrer, und, wie Cunningham mit Recht vermutet, aus ihnen entstanden chromatische Stränge und Schleifen. Alles in Allem genommen sprechen diese Beobachtungen zu Gunsten Carnoy's und Lebrun's, daß die Nukleolen sich in chromatische Schleifen umwandeln und daß dieser Umbildungsprozeß unter periodischer Neubildung von Nukleolen sich mehrfach wiederholt.

Der Entdecker der Richtungsspindel nicht nur bei *Teleostiern*, sondern bei Wirbeltieren überhaupt, Hoffmann (A. L. III, 4, 1881), dessen Resultate von Kingsley und Conn (1883) bestätigt wurden, hat nur eine Richtungsspindel beobachtet; er giebt an, daß der am peripheren Ende

der Spindel entstehende Richtungskörper bei Fischen mit engem Schalenraum (*Julis*, *Scorpaena*) durch die Mikropyle eliminiert werde, während er bei weitem Schalenraum unterhalb des Chorion verbleibe (*Heliasis*). Ob noch ein zweiter Richtungskörper gebildet wird, läßt HOFFMANN unentschieden. AGASSIZ und WHITMAN (A. L. III, 4, 1885) sahen bei *Ctenolabrus* den ersten Richtungskörper 10 Minuten nach der Besamung entstehen, nur wenige Minuten später den zweiten; beide verblieben innerhalb des Chorion. Auch bei der Forelle würde den Angaben BLANC's (1894) zufolge der erste Richtungskörper sofort nach der Befruchtung entstehen, der zweite dagegen $1^1/_2$ Stunden später. Wesentlich anders lautet die Darstellung BOEHM's (1891), welcher ebenfalls das Ei der Forelle aber mit der viel zuverlässigeren Schnittmethode untersucht hat. Nach BOEHM würde der erste Richtungskörper 1 Stunde nach der Besamung gebildet werden, nachdem schon $^1/_2$ Stunde vorher der Spermakern in der Eirinde bemerkbar geworden war; nach 20 weiteren Minuten würde sich der zweite Richtungskörper abschnüren. BEHRENS (1898), der auch die Schnittmethode anwandte, hat die Bildung des ersten Richtungskörpers nicht gesehen, auf einem Stadium von 20 Minuten nach der Besamung läßt er aber schon die zweite Richtungsspindel entwickelt sein, deren Teilung mit 1 Stunde 45 Minuten abgeschlossen wäre.

Wie man sieht, herrschen zwischen den einzelnen Darstellungen der Eireife nicht geringe Differenzen selbst für dasselbe Objekt. Vielleicht erklären sich diese namentlich die Bildungszeit des ersten Richtungskörpers betreffenden Unterschiede durch die Annahme, daß die Abschnürung des ersten Richtungskörpers, wenn sie auch nach der Besamung eintritt, gleichwohl unabhängig von derselben vor sich geht und ausschließlich von dem Reifezustand der Eier abhängt, welcher bei dem zur künstlichen Befruchtung benutzten Material nicht immer der gleiche sein wird. Damit würde sich auch erklären, daß die Bildung des ersten Richtungskörpers vollzogen wird, auch wenn die Befruchtung unterbleibt (HOFFMANN).

Ueber die Struktur der Spindel machen HOFFMANN und BLANC ähnliche Angaben: die Spindeln seien beiderseits zugespitzt, ihre Enden Ausgangspunkte deutlicher, allseitig entwickelter Strahlungen. Diese Darstellung ist wenig wahrscheinlich. Offenbar sind auch die Richtungsspindeln der Teleostier von tonnenförmiger Gestalt (AGASSIZ und WHITMAN, BOEHM, SOBOTTA, BEHRENS). Von ihren breiten Enden erstrecken sich wie beim *Amphioxus* (cf. p. 494, Fig. 160) Protoplasmastrahlen, aber nur einseitig, nach dem Aequator der Spindel zu; sie werden daher von SOBOTTA und BEHRENS nicht unter die Asteren gerechnet, sondern als Teile einer Mantelspindel gedeutet. Da die Fäden sich im Protoplasma verlieren und sich nicht an Chromosomen befestigen, ist es wohl richtiger, von einseitig entwickelter Polstrahlung zu sprechen.

Ueber den **Befruchtungsvorgang** wissen wir durch BOEHM und BEHRENS genügend, um sagen zu können, daß er den Verlauf einer gewöhnlichen monospermen Befruchtung nimmt. Solange der erste Richtungskörper noch nicht gebildet ist, verharrt der Spermakopf unverändert ohne Strahlung in der Rinde des Eies. Später tritt Strahlung auf, und zwar noch ehe sich die das Mittelstück nach vorn schiebende Drehung entwickelt hat. Im Mittelstück ist frühzeitig das Centrosoma als ein kleines Korn erkennbar. Während der Spermakern in die Tiefe rückt, nimmt die Strahlung stark zu, so daß sie

mit ihren Enden bis zur Oberfläche des Eies reicht. Später teilt sich das Centrosoma und nach einiger Zeit darauf auch die Strahlung.

Inzwischen ist auch der zweite Richtungskörper gebildet worden. Die zunächst noch mit demselben durch einen Strang der Centralspindel verbundenen Chromosomen des zukünftigen Eikernes ballen sich zu einem Haufen von Bläschen zusammen (Ovomeriten) und erzeugen schließlich den Eikern. Daß letzterer eine Strahlung ähnlich dem Spermakern besitzt (BLANC), ist sehr unwahrscheinlich; sehr viel wahrscheinlicher ist es, daß er ohne Centrosoma und ohne Strahlung in die tieferen Schichten der Keimscheibe hinabrückt (BOEHM, BEHRENS) und hier mit dem Spermakern verschmilzt. Zu den Angaben über Strahlung am Eikern haben wahrscheinlich Verwechselungen mit einem zweiten eingedrungenen Spermatozoon Veranlassung gegeben. Die verdoppelten Centrosomen und Strahlungen des Spermacentrums bilden die Pole der Furchungsspindel, welche entsteht, wenn beide Geschlechtskerne verschmolzen sind. Ueber die Chromosomenzahl der Richtungsspindel giebt BEHRENS für die Forelle an, daß sie 12 beträgt, was für die Furchungsspindel die Zahl 24 ergeben würde. Nach BOEHM wäre die Zahl der Chromosomen nur halb so groß.

Die deutliche Sonderung der Keimscheibe vom unterliegenden Dotter, welche infolge der Befruchtung auftritt, wird nach den Angaben von BEHRENS noch gesteigert durch eine „Membran“, welche sich zwischen dem den Nahrungsdotter umhüllenden Protoplasma, dem Periblast und der Keimscheibe ausbildet und der Form der letzteren entsprechend convex nach abwärts gewölbt ist. Unzweifelhaft ist dies dieselbe Struktur, welche wir schon bei Petromyzon kennen gelernt und auf eine Modifikation (Verdichtung) des Protoplasma zurückgeführt haben (Fig. 165 p. 501).

V. Elasmobranchier.

Unter allen Wirbeltieren stehen die *Elasmobranchier* in der Beschaffenheit und Entwickelungsweise ihrer Eier den *Sauropsiden* am nächsten. Ihre Eier rivalisieren in Bezug auf ihre Größe mit den Eiern der Vögel, sie werden wie diese im oberen Abschnitt des Oviducts befruchtet und machen beim Passieren desselben einen Teil ihrer Entwickelung durch. Die *Elasmobranchier* sind daher niemals ovipar im strengsten Sinne des Wortes, sondern zum mindesten ovovivipar, insofern das nach außen hervortretende Fortpflanzungsprodukt nicht mehr eine Eizelle ist, sondern eine wenn auch oft wenig entwickelte Embryonalanlage enthält. Wie bei manchen *Reptilien*, geht auch bei vielen *Elasmobranchiern* die Ovoviviparität in Viviparität über; man kann sogar sagen, daß die meisten *Haie* und ein großer Teil der *Rochen* lebendig gebärend sind. Ihre Tragezeit ist meist außerordentlich lang, bei *Pristiurus* nach BASHFORD DEAN 9 Monate, bei *Scyllium* 7 Monate.

Wie früher auseinandergesetzt wurde, besteht das abgelegte Selachierei aus dem Ei im engeren Sinne (dem äußerst weichen Dotter), einer umhüllenden Eiweißschicht und einer nach außen abschließenden, gefärbten Schale. An dem Ei im engeren Sinne unterscheidet man die Keimscheibe, welche nur feinste Dotterkörnchen enthält, und den die Hauptmasse bildenden Nahrungsdotter. Zwischen Keimscheibe und Nahrungsdotter ist eine Uebergangsschicht eingeschoben, welche unter der Keimscheibe eine dünne Lage, den Keimboden, bildet und im Umkreis der Keimscheibe sich zum

K e i m w a l l verdickt. Vom Keimboden erstreckt sich eine cylindrische Masse feinkörnigen Dotters nach dem Eicentrum zu; sie umschließt da, wo sie unter der Keimscheibe beginnt, eine Anhäufung grobkörnigen Dotters, den D o t t e r s o c k e l.



Fig. 191. Schematischer Querschnitt durch die Keimscheibe und den angrenzenden Dotter eines Selachiereies nach RÜCKERT. *W* Keimwall, *B* Keimboden, *M* Cylinder feinkörnigen Dotters, der nach dem Eicentrum vordringt.

In der Keimscheibe eingeschlossen liegt das K e i m b l ä s c h e n. Diese oberflächliche, stark excentrische Lage erklärt RÜCKERT aus der Art der Dotterablagerung, welche vorwiegend einseitig vom Keimbläschen in den inneren Partieen der Zelle vor sich gehe. KASTSCHENKO nimmt dagegen eine sich relativ spät vollziehende Lageveränderung an: im wachsenden Ei soll das Keimbläschen zunächst seine centrale Lage beibehalten und erst spät, wie bei den ***Amphibien***, behufs Eireife an die Oberfläche emporsteigen.

In seiner Struktur und seinen Umgestaltungen erinnert das Keimbläschen an das Keimbläschen der ***Amphibien***. Nach den genauen Darstellungen KASTSCHENKO's (1890) und vor allem RÜCKERT's (1884, 1888), welche in vielen Punkten mit BORN's Angaben für das Amphibienei übereinstimmen, sind distinkte Chromosomen in der ganzen Zeit, in welcher das Urei zu seiner definitiven Größe heranwächst, erkennbar; ihre Zahl stimmt mit der Zahl der in Gewebszellen vorhandenen Chromosomen überein (nach RÜCKERT bei ***Pristiurus*** 30—36). Wahrscheinlich sind sie identisch mit den Elementen der Seitenplatten (des Dispirems), welche während der letzten karyokinetischen Teilung der Ureier entstanden waren; sie haben wahrscheinlich schon im Stadium des Dispirems eine Längsspaltung erfahren, welche bis in die Zeit der Eireife Bestand hat (Fig. 192). Beim Wachstum des Eies und dem ebenfalls anfangs sehr lebhaften, später sich verlangsamenden Wachstum des Keimbläschens werden die Chromosomen enorm groß, verlieren allmäh-

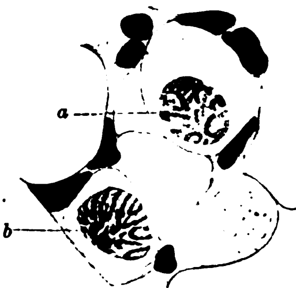


Fig. 192.



Fig. 193.

Fig. 192. Schnitt durch ein Einest des Ovarium von Scyllium canicula. *a* und *b* Tochterknäuel von Ureiern. (Nach RÜCKERT.)

Fig. 193. Keimbläschen eines jungen Ovarialeies von Pristiurus, Chromosomen nur als marmorierte Züge erkennbar. (Nach RÜCKERT.)

lich aber ihre Färbbarkeit, so daß man sie vorübergehend kaum noch wahrnehmen kann; sie sind dann noch am besten mit schwachen Vergrößerungen als marmorierte Züge oder undeutliche Bänder im achromatischen Kerngerüst zu erkennen (Fig. 193). Später (Fig. 194) gewinnen sie ihre Färbbarkeit wieder und nehmen dabei die aufgelockerte Struktur an, welche bei den Eiern der *Amphibien* Veranlassung war, die Chromosomen mit Flaschen- oder Cylinderbürsten zu vergleichen (s. p. 262 Fig. 83, 84). Die Struktur kommt dadurch zustande, daß die einzelnen Körner der Chromosomen (die Mikrosomen) zu schleifenartig gewundenen Fäden auswachsen, welche, von der Achse eines Chromosoms beginnend, radial nach außen verlaufen, um bald im Bogen umzukehren und nach der Chromosomenachse zurückzulenken. Um diese Zeit kann man sehr deutlich die paarige Gruppierung der Chromosomen erkennen, welche durch die erwähnte frühzeitig eingetretene Längsspaltung verursacht wurde; zwei zusammengehörige Paarlinge schlingen sich umeinander oder kreuzen sich mehrfach in ihrem Verlauf.

Eine rückläufige Umbildung der Chromosomen tritt ein, wenn das Ei sich seiner definitiven Größe nähert; sie nehmen rapid an Länge ab, schrumpfen zunächst auf $^1/_{10}$ der ihnen früher zukommenden Maximallänge, schließlich sogar auf $^1/_{20}$ und noch weniger; in gleichem Maße werden sie wieder intensiv färbbar und wandeln sich in feine, scharf gezogene Fäden um, welche zuletzt zu gedrungenen Stäbchen zusammenschrumpfen (Fig. 195). Waren sie früher mit Ausnahme der Rindenschicht durch das ganze Keimbläschen zerstreut, so drängen sie sich jetzt zu einem engen Knäuel im Centrum zusammen. Ferner

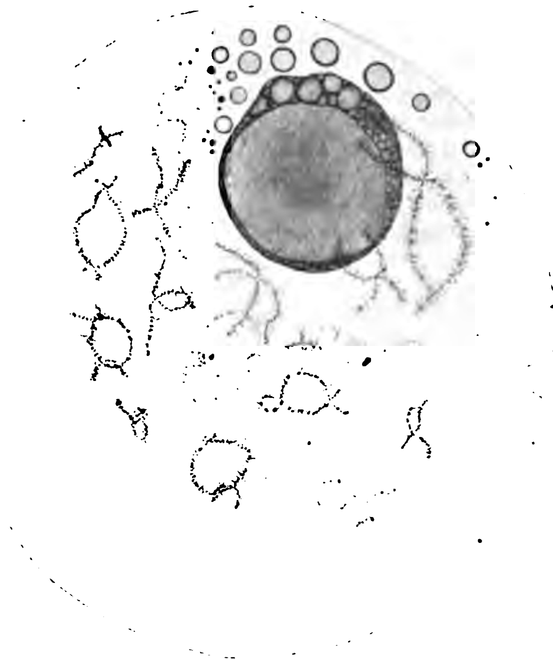


Fig. 194. Querschnitt durch das Keimbläschen eines 3 mm großen Eies von Pristiurus. (Fig. 194, 195, 196 nach unpublizierten Zeichnungen RÜCKERT's.)

muß hervorgehoben werden, daß während der letzten Umbildungen der Chromosomen die 2 Fäden eines Paares sich innig miteinander vereinigen.

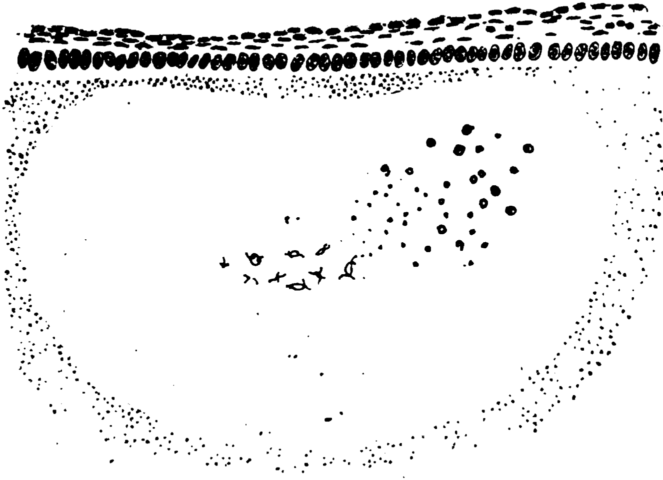


Fig. 195. Querschnitt durch das Keimbläschen eines 13,5 mm großen Eies von Pristiurus.

Rückert ist zu dem Resultate gekommen, daß im Keimbläschen der *Selachier* außer den in Paaren gruppierten noch einzeln verlaufende Chromosomen vorkommen; er knüpft hieran folgende Betrachtung: es möchten bei der Spaltung der Chromosomen nicht alle Teilprodukte in Paarung beieinander geblieben sein, sondern einige sich völlig getrennt haben, welche sich dann später mit anderen, ebenfalls vollkommen getrennten Tochterchromosomen neuerdings zusammenlegen. Hierbei ist die Möglichkeit gegeben, daß sich Fäden von verschiedener Herkunft untereinander vereinigen und daß so eine „Konjugation von Chromosomen" (Boveri), eine „Amphimixis" (Weismann) zustande kommt (vergl. Einleitung p. 485).

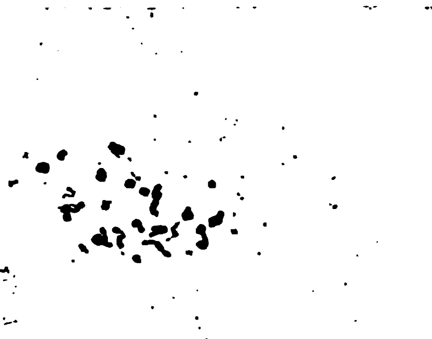


Fig. 196. Chromosomen eines kurz vor der Auflösung stehenden Keimbläschens von Pristiurus.

Wenn bei beginnender Eireife das Keimbläschen seine Abgrenzung nach außen verliert und eine von außen nach innen fortschreitende Reduktion seiner Maße erfährt, drängt sich im Rest des Keimbläschens das Chromatin zu einem Körper zusammen, den Kastschenko als einen Körnerhaufen beschreibt, in welchem dagegen Rückert einen einzigen, zusammenhängenden, offenbar durch seitliche Verklebung von Chromo-

somen entstandenen Faden erkennen konnte. Innerhalb des Fadens ist noch die frühere Längsspaltung angedeutet, ferner eine Zusammensetzung aus aneinandergereihten Körpern, die wahrscheinlich den alten Chromosomen entsprechen.

Im Keimbläschen der *Selachier* finden sich — hierin spricht sich abermals eine Analogie zu den *Amphibien* aus — neben den Chromosomen von Anfang an Nukleolen vor; sie nehmen während des Wachstums des Keimbläschens an Menge und Größe zu und häufen sich peripher unter der Kernmembran an; die kleineren unter ihnen verbreiten sich bis in die Region der Chromosomen. Wenn letztere sich im Centrum des Keimbläschens zusammendrängen, folgen einige der Nukleolen den Chromosomen; gleichzeitig ergiebt sich eine sich bis in die Zeit der Richtungsspindel hineinverschleppende Rückbildung der Nukleolen. Es herrscht somit ein gewisser Parallelismus in der Umbildung der Chromosomen und Nukleolen. Rückert schließt daraus, daß letztere am Stoffwechsel der ersteren beteiligt sind, aber nicht in dem Sinne, wie Carnoy es will, welcher annimmt, daß die Chromosomen aus vollkommen gleicher Substanz bestehen wie die Nukleolen und sich aus ihnen entwickeln.

Beim Beginn der Eireife soll sich der aus Verklebung von Chromosomen entstandene gewundene Faden von neuem segmentieren, aber nur in halb soviel neue Chromosomen, als früher Chromosomenpaare vorhanden waren. Waren früher bei *Pristiurus* einige 60 Einzelchromosomen, d. h. einige 30 Paar (wahrscheinlich 36 vorhanden), so schätzte Rückert nunmehr die Zahl auf etwa 18. Jedes Chromosom ist aber vierteilig, was man so deuten kann, daß es aus 2 seitlich verklebten Chromosomen besteht, und daß in jedem derselben die frühere Längsteilung wieder sichtbar geworden ist. Damit eröffnet sich die Möglichkeit, die Eireife der *Selachier* in der Weise zu deuten, wie es für manche Wirbellose (*Copepoden*) geschehen ist: bei der ersten Richtungskaryokinese weichen die Teilprodukte der Chromosomen auseinander (Aequationsteilung), bei der zweiten dagegen die verklebten Chromosomen eines Paares (Reduktionsteilung).

Der erste Richtungskörper wird bei *Selachiern* noch im Ovar erzeugt; auch wird hier die zweite Richtungsspindel in ihrer Entwickelung bis zur Spaltung der Aequatorialplatte in die Seitenplatten gefördert. Die Abschnürung des zweiten Richtungskörpers erfolgt nach dem Verlassen des Ovars, wahrscheinlich nach Eintritt der Befruchtung. Bei Eiern, welche in den zur Schalendrüse erweiterten Abschnitt des Eileiters eintreten, ist der zweite Richtungskörper schon vorhanden, und zwar neben dem ersten größeren Richtungskörper gelagert, welcher in seltenen Fällen sich in zwei Stücke geteilt haben kann (Kastschenko). Die Richtungskörper liegen mehr oder minder weit vom Centrum der Keimscheibe entfernt.

Ueber den **Befruchtungsvorgang** des Selachiereies liegen nur die Untersuchungen Rückert's (1899) vor. Derselbe fand bei einem Ei, welches „noch nicht völlig in die Schalendrüse eingedrungen war und eine Schalenanlage von 7 mm besaß“, schon Spermatozoenköpfe ziemlich tief in die mittlere Region der Keimscheibe eingedrungen, woraus man nach Analogie mit den Befruchtungsstadien anderer Wirbeltiere schließen muß, daß die Vereinigung von Samen und Ei schon vor einiger Zeit stattgefunden hatte. Die Besamung scheint somit einzutreten, wenn die Eier aus dem Ovidukt in die

sog. Schalendrüse, einen erweiterten drüsenreichen Abschnitt des Eileiters, gelangen, womit übereinstimmt, daß man bis zu diesem Punkt, aber nicht über ihn hinaus, Spermatozoen in den weiblichen Geschlechtswegen nachweisen kann (A. SCHULTZ 1877). Die Spermaköpfe zeigten noch den achromatischen Spieß am vorderen Ende und die Zuspitzung des Chromatinabschnittes; auch erinnerte ihre Form noch an die Köpfe frei beweglicher Spermatozoen, wenn sie auch knotige Verdickungen bekommen und die charakteristische Krümmung in Spiralwindungen verloren hatten. Der Eikern ist um diese Zeit nach Bildung des II. Richtungskörpers in Rekonstruktion begriffen und nimmt auf seiner Wanderung in die Tiefe noch eine sehr oberflächliche Lagerung ein, so daß die Spermakerne erheblich tiefer liegen.

An einer Serie von Keimscheiben konnte nun verfolgt werden, wie der Eikern bei der Wanderung in die Tiefe an Größe zunimmt und die Spermaköpfe sich zu bläschenförmigen Kernen umwandeln, wie ferner ein Samenkern und der Eikern sich einander näherten und sich schließlich mit einander vereinten. Eine eigentliche Strahlung war am Eikern nie zu erkennen, wenn auch vorübergehend die Dotterkörnchen in seinem Umkreis eine undeutliche radiale Gruppierung besaßen. Dagegen entwickelt sich an einem Ende des Spermakerns Strahlung um ein kleines wohl als Centrosoma zu deutendes Körperchen. Eine Verdoppelung der Strahlung und damit zusammenhängend Bildung der Pole der Furchungsspindel wurde zum ersten Mal zur Zeit beobachtet, in der die beiden Geschlechtskerne sich aneinander legen.

Was die Struktur der Kerne anlangt, so beginnt der Eikern bei seiner der Richtungskörperbildung folgenden Rekonstruktion als ein Chromatinknäuel, der sich allmählig in ein Kerngerüst mit Nucleolen umwandelt. Der Spermakern beginnt als ein compakter chromatischer Körper, der erst allmählich zu einem Bläschen mit Fadenknäuel wird, von da an aber sich genau wie der Eikern weiter entwickelt. Entsprechend dem Umstand, daß der Spermakern eine Reihe von Umwandlungen erleiden muß, ehe er den für den Eikern als Ausgangsstadium funktionierenden Zustand erreicht, ist er hinter diesem in seiner Entwickelung zurück, was sich erst zur Zeit der Kernvereinigung ausgleicht. Bei der Umbildung zur Furchungsspindel scheinen beide Kerne unabhängig von einander den chromatischen Knäuel zu bilden.

Die Lage der copulierenden Kerne und später der Furchungsspindel ist nicht immer im Centrum der Keimscheibe. Wohl aber orientiert sich die Achse der Furchungsspindel der Oberfläche der Keimscheibe parallel oder schwach geneigt zu ihr. Eine senkrechte Stellung (Einstellung in der Richtung der Eiachse) kommt nicht vor.

In die Keimscheibe des Selachiereies dringt nun aber normaler Weise nicht ein Spermatozoon ein, sondern eine große Zahl derselben. Wir lernen hier zum zweiten Male Polyspermie kennen, und zwar einen viel hochgradigeren Fall, als bei *Urodelen*. Bei der jüngsten untersuchten Keimscheibe fand RÜCKERT 3, in dem nächst älteren Stadium 8 Körper, die noch deutlich als Köpfe von Spermatozoen zu erkennen waren. Aeltere Keimscheiben enthielten außer dem dem Eikern sich nähernden oder mit ihm sich vereinigenden Hauptspermatozoon um so mehr Nebenspermatozoen, je mehr die Entwickelung vorgerückt war, auf dem Stadium III von *Pristiurus* im Durchschnitte 14 (9. 10. 17. 20), auf dem Stadium IV im Durchschnitt

30 (19. 29. 33. 41.), auf dem Stadium V ebenfalls 30 im Durchschnitt (12. 15. 39. 47.). Auf Befruchtungsstadien von *Torpedo* betrugen die Zahlen 15, 24, 27, 53; nur bei einem Exemplar war ein einziger Nebenspermakern vorhanden, was aber nur so zu erklären ist, daß das Ei mit wenigen Spermatozoen in Berührung gekommen war.

Die einzelnen von ihm unterschiedenen Stadien der Befruchtung charakterisiert Rückert in folgender Weise: 1) Spermaköpfe in der Keimscheibe. 2) Umwandlung der Spermaköpfe in Spermakerne. 3) Hauptspermakern von den übrigen unterschieden, berührt aber noch nicht den Eikern. 4) Vorkerne in loser, 5) Vorkerne in inniger Berührung. 6) Knäuelphase der Vorkerne.

Außer in die Keimscheibe dringen Spermatozoen noch in den an die Keimscheibe grenzenden Dotter ein, sowohl in den feinkörnigen wie den grobkörnigen. Wie weit der Bezirk des Dotters reicht, in welchen der Eintritt noch möglich ist, darüber fehlen genauere Untersuchungen. In einem Ring, dessen Breite dem Durchmesser der Keimscheibe entsprach, fand Rückert bei *Torpedo* bis zu hundert Spermatozoenköpfe.

Wir müssen hier zunächst feststellen, was übrigens schon aus den obigen Mitteilungen über die Conjugation der Geschlechtskerne hat entnommen werden können, daß von den zahlreichen Samenkernen nur einer — und zwar wahrscheinlich derjenige, der beim Eindringen dem Eikern am meisten benachbart ist — mit dem Eikern sich vereinigt. Die eigentliche Befruchtung ist also auch hier eine monosperme. Daß nun trotzdem so viele überzählige Spermatozoen eindringen können, läßt sich nur aus dem Mangel jeder Schutzvorrichtung gegen Polyspermie erklären. Die Dotterhaut scheint zu fehlen. Das Chorion ist rudimentär und offenbar leicht durchlässig. Letzterer Umstand ist wohl der wichtigere. Denn auch bei den Eiern der *Cyclostomen*, *Ganoiden* und *Teleostier* ist die Existenz einer Dotterhaut nicht sicherer gestellt als bei den *Selachiern*. Bei ihnen ist aber das Chorion von großer Festigkeit und durch Entwickelung der Mikropyle die Eintrittsstelle der Spermatozoen auf eine kleine umschriebene Stelle beschränkt. Zieht das Ei sich an der betreffenden Stelle vom Chorion zurück, so ist es den Spermatozoen mindestens erschwert in Kontakt mit dem Ei zu kommen. Inzwischen hat dann das Protoplasma des Eies eine Substanzveränderung erfahren, welche auch ohne schützende Membranen das Eindringen weiterer Spermatozoen ausschließt.

Diese die andrängenden Spermatozoen zurückweisende Beschaffenheit scheint übrigens auch bei den Selachiereiern allmählich gewonnen zu werden, nur verhältnismäßig spät, wenn schon ein ansehnlicher Grad von Polyspermie erreicht ist (Rückert). Es ist ausgeschlossen, daß die Spermatozoen alle auf einmal in das Ei eindringen. Dem würde widersprechen, daß ganz frische Befruchtungsstadien im Durchschnitt weniger Spermatozoen enthalten, als mittlere und vorgerücktere. Auch würde eine solche Annahme bei der großen Zahl der Nebenspermatozoen im höchsten Grade unwahrscheinlich sein. Immerhin muß man annehmen, daß sehr bald die Aufnahmefähigkeit des Eies aufhört und die Zeit für dieselbe eine nicht zu lang bemessene ist. Der Beweis hierfür ist einmal in der oben mitgeteilten Statistik gegeben, welche zeigt, daß vom 4. Stadium an die mittlere Zahl der Spermakerne nicht mehr zunimmt. Weiter spricht dafür die Umwandlungsweise der in das Ei eindringenden Nebenspermatozoen.

Es hat sich herausgestellt, daß die Spermaköpfe, welche in den grobkörnigen Dotter geraten, nur in der oberflächlichsten Schicht desselben zu Spermakernen werden; innerhalb der Region der Dotterplättchen unterbleibt die Umbildung, offenbar weil hier das Protoplasma, welches den zur Bläschenbildung nötigen Stoffaustausch allein ermöglicht, fehlt oder an Menge nicht genügt. Die Köpfe der Spermatozoen nehmen knotige Formen an und gehen allmählig zu Grunde. In der Dotterrinde, im feinkörnigen Dotter wie in der Keimscheibe vollzieht sich die Umwandlung der Nebenspermatozoen zu Spermakernen mit Strahlung, aber in verschiedener Geschwindigkeit, am langsamsten in der Rindenschicht des grobkörnigen Dotters, rascher im feinkörnigen Dotter, am raschesten in der Keimscheibe, in welcher sich die Nebenspermakerne fast genau so verhalten, wie Hauptspermakerne. Die Gradation dieses Verhaltens ist ein sicherer Hinweis, daß nicht das verschiedene Alter, sondern die Beschaffenheit der Umgebung Ursache ist, daß die Kerne, auf einem bestimmten Stadium untersucht, nicht alle den gleichen Anblick gewähren.

Innerhalb einer und derselben Keimscheibe — und damit kommen wir auf die oben gegebene Fragestellung — waren Unterschiede in der Umwandlung der Nebenspermakerne nur in sehr geringfügigem Maße vorhanden. Darin ist ein Hinweis gegeben, daß auch rücksichtlich der Zeitdauer, welche die Sprmatozoen sich innerhalb des Eies befanden, keine großen Unterschiede bestanden haben können.

Zu den Veränderungen, welche die Nebenspermakerne in der Keimscheibe erleiden, gesellen sich Veränderungen, welche sie ihrerseits hervorrufen. Es entstehen im Umkreis jedes Kerns Verdichtungszonen des Protoplasma, so daß es den Anschein hat, als ob es zu einer Abfurchung der Keimscheibe kommen solle. Das tritt jedoch nicht ein. Ebenso unterbleibt auch eine Vereinigung der Kerne untereinander. Vielmehr verteilen sie sich in der Keimscheibe in ziemlich gleichen Abständen, was zusammengenommen mit der Thatsache, daß sie ja auch von dem in Bildung begriffenen Furchungskern ausgeschlossen bleiben, es wahrscheinlich macht, daß die in die Keimscheibe eingetretenen, mit Centrosomen ausgerüsteten Kerne sich gegenseitig abstoßen. Für diese Ansicht spricht auch das weitere Verhalten der Kerne, auf welches wir erst bei Besprechung der Furchungsstadien zurückkommen werden.

VI. Reptilien.

Wie bei den *Selachiern* findet auch bei den *Reptilien* eine Begattung und demgemäß eine innere Befruchtung der Eier statt. Diese scheint allgemein schon im Anfang der Ausführwege im Ostium abdominale tubae oder dem angrenzenden Teil des Eileiters vielleicht sogar noch vor dem Eintritt in die Tuba in der Leibeshöhle zu erfolgen. Während das Ei dann den dünnwandigen Eileiter und den dickwandigen Uterus passiert, wird es von den früher schon besprochenen sekundären Eihüllen umgeben (Kalkschale, fibröser Schalenhaut, oft auch mit Eiweißschichten). Zugleich beginnt das Ei seine Entwickelung, welche um so weiter fortschreitet, je länger das Ei im Uterus verharrt. Die Dauer des Verweilens im Uterus ist bei allen *Lepidosauriern* (*Schlangen* und *Eidechsen*) eine sehr lange. Viele *Lepidosaurier* sind lebendig gebärend: die *Boiden* unter den *Riesenschlangen*, die meisten Giftschlangen (z. B. *Viperiden* und *Hydrophiden*), unter den *Sauriern*: *Lacerta vivipara*, *Seps chalcides*, *Anguis fragilis*, *Gongylus ocellatus*.

Auch die übrigen *Lepidosaurier*, welche ovivivipar sind, behalten die Eier sehr lange bei sich, so daß 1/3 der Zeit der Embryonalentwickelung oder noch mehr im Mutterleib abläuft und die Eier bei der Ablage einen hoch entwickelten Embryo beherbergen. Ein bestimmter Zeitpunkt läßt sich hier oft gar nicht angeben, da die Tiere je nach den Lebensbedingungen bald früher bald später zur Eiablage schreiten.

Das andere Extrem bezeichnen die *Schildkröten* und *Rhynchocephalen* (*Hatteria s. Sphenodon*). Hier findet man bei frisch abgelegten Eiern die Gastrulaeinstülpung eben erst entwickelt (L. Agassiz, Mitsukuri, Mehnert, Dendy). Eine mittlere Stellung nehmen die *Crocodile* ein; bei *Crocodilus niloticus* ist im frisch gelegten Ei die Bildung der Kiemenbogen im Gang (Völtzkow A. L. III, 8, 1899). Die besprochenen Entwickelungsbedingungen sind Ursache, daß die Eier der *Reptilien* für Untersuchungen über Eireife und Befruchtung ein wenig günstiges Material darstellen. Dazu kommt die bedeutende Größe der Eier, welche in dieser Hinsicht nur noch von den Eiern der *Vögel* übertroffen werden. So ist es denn begreiflich, daß über die Reifung des Reptilieneies jegliche genauere Angaben fehlen. Während Kupffer und Benecke (1878) das Keimbläschen des Eidechseneies vor dem Uebertritt in den Eileiter schwinden lassen, machte Sarassin (1883) die sicherlich unhaltbare Angabe, daß es noch an Eileitereiern nachweisbar sei als eine dünne Lage auf der Oberfläche der Keimscheibe, welche mit einer Verdickung in der Mitte der Keimscheibe eingelassen sei und bei der Bildung der ersten Furche in diese einbezogen werde; Reste des Keimbläschens sollen sich sogar auf vorgerückten Teilungsstadien noch vorfinden. Mit den Thatsachen, welche von anderen Wirbeltierklassen bekannt geworden sind, steht dagegen in bester Uebereinstimmung die Angabe Todaro's, daß die aus dem Ovar austretenden Eier von *Seps chalcides* schon eine Richtungsspindel besitzen, welche Todaro (1895) aus einer Chromatinanhäufung im Keimbläschen ableitet und als die zweite Richtungsspindel deutet. In diesem Zustande gelangen die Eier in die Bauchhöhle und zwar in eine Grube zwischen Ovar und Oviduct, wo die Befruchtung vor sich gehen soll.

Das Keimbläschen des Reptilieneies ist multinucleolär und gleicht in dieser Hinsicht dem Keimbläschen der *Amphibien, Selachier* und *Teleostier*. Daher sind für dasselbe die gleichen Streitfragen zu entscheiden, welche wir schon bei den genannten 3 Gruppen erörtert haben: „welche Rolle spielen die Nucleolen und das Kerngerüst bei der Entwickelung des Keimbläschens aus dem Kern des Primordialeies (Ovogonie)? Sind die Chromosomen Dauergebilde oder entwickeln sie sich sekundär aus den Nucleolen?“ Während eine neuere, die Geckone *Mabuya multifasciata* behandelnde Arbeit Kohlbrügge's (1901) diese wichtigen Fragen ganz unberücksichtigt läßt und daher hier übergangen werden kann, schildert Marie Loyez (1901) die Verhältnisse beim Gecko *Platydactylus muralis*, den Eidechsen *Lacerta muralis* und *L. viridis* und der Blindschleiche *Anguis fragilis* im wesentlichen im Sinne Born's und Rückert's: Die Chromosomen — deutlich färbbar bei *Gecko* und *Blindschleiche*, weniger deutlich bei Eidechsen — entstehen aus chromatischen, auf dem Liningerüst des Kerns verbreiteten Körnchen und erhalten sich dauernd, wenn auch ihr Aussehen wechselt. Die Nucleolen verändern ebenfalls wiederholt ihr Aussehen; sie sind von großer Bedeutung zur Zeit der Dotterbildung, wenn sie auch in keiner Beziehung zu den Chromosomen stehen, von denen sie sich bei kombinierten Färbeverfahren durch ihre verschiedene Färbbarkeit unterscheiden.

Was die Befruchtung anlangt, so kennen wir die Anfangsstadien noch nicht, wohl aber einige vorgerücktere Zustände von Eiern der *Natter* (Oppel 1892) und *Blindschleiche* (Oppel, Nicolas 1900). In allen von Nicolas untersuchten Keimscheiben fanden sich, obwohl die Furchung noch nicht begonnen hatte, zahlreiche Kerne, etwas excentrisch ein Paar dicht zusammengefügter Kerne, offenbar Ei- und Samenkern in Conjugation, nach der Peripherie hin viele bläschenförmige Einzelkerne (im Durchschnitt 25). Sie können nur als Nebensamenkerne gedeutet werden, eine Deutung, die dadurch an Sicherheit gewinnt, daß bei einem Teil der Keimscheiben die betreffenden Kerne mit einer Strahlung versehen waren, von welcher ein Fädchen, offenbar der noch nicht zur Resorption gelangte Schwanzfaden des Spermatozoon, ausging und eine Strecke weit verfolgt werden konnte. Wir kommen somit zu demselben Resultat wie bei Selachiern: es dringen viele Spermatozoen in die Keimscheibe ein, aber nur ein Samenkern verbindet sich mit dem Eikern. Was aus den Nebensamenkernen wird ist noch nicht verfolgt worden.

Oppel hatte schon früher als Nicolas bei den Eiern der *Natter* ebenfalls viele Nebenspermakerne 9—37 (im Mittel 17) beobachtet. Für die *Blindschleiche* fand er geringere Zahlen, öfters gar keine Nebensamenkerne, in anderen Fällen 1—4. Der Durchschnitt würde 2 ergeben. Einige der von Oppel beschriebenen Keimscheiben waren jünger als die von Nicolas bearbeiteten, da der Eikern eine periphere Lage hatte und sich noch im Knäuelstadium befand oder dem Spermakern nur genähert, nicht fest angefügt war; andere waren aber älter, da schon die Furchungsspindel vorhanden oder sogar in die 2 Furchungskerne geteilt war. Das verschiedene Alter der Keimscheibe kann somit nicht Ursache der Verschiedenheit der Befunde sein, zu denen Oppel und Nicolas gekommen sind. — Das gleichartige Aussehen der Nebenspermakerne macht es wahrscheinlich, daß zwischen den Zeitpunkten ihres Eindringens keine großen Unterschiede bestehen.

An den Keimscheiben wurden von Oppel noch allgemein verbreitet Dellen beobachtet, die in manchen Fällen sogar tief in die Keimscheibe eindrangen. Da sie sich immer oberhalb der Spermakerne befanden, so sind sie entweder unmittelbar durch das Eindringen der Spermatozoen veranlaßt oder mittelbar, insofern sie zwar erst bei der Reagentienbehandlung entstehen, aber nur weil das den Spermaweg bezeichnende Protoplasma eine Lockerung erfahren hatte und daher schrumpfte. Man wird durch die Dellen an die von Fick beim *Axolotl* beobachteten Befruchtungstrichter erinnert.

Ob die hier beschriebene „physiologische Polyspermie" bei *Reptilien* allgemein verbreitet ist, läßt sich noch nicht entscheiden. Todaro welcher ursprünglich für *Seps chalcides* zu gleichem Resultat wie Oppel und Nicolas gelangt war, ist später von seiner Ansicht zurückgekommen und hält das Eindringen vieler Spermatozoen für eine krankhafte Erscheinung. Andererseits hat Oppel in einer Keimscheibe von *Lacerta viridis*, welche am Beginn der Furchung stand, Kerne gefunden, welche wohl nur als Nebenspermakerne gedeutet werden können.

Ueber die Umbildung der Nebenspermakerne ist wenig bekannt. Bei einem Blindschleichenkeime war ein Kern zur Spindel geworden (Oppel), woraus man schließen kann, daß die Kerne wie bei den *Selachiern* die Fähigkeit haben sich zu vermehren. In einigen Fällen (Oppel, Nicolas) war außer dem von Ei- und Samenkern gebildeten Paar noch ein zweites Kernpaar vorhanden. Da Sarasin (1883) ein

Eidechsenei mit doppeltem Keimbläschen beobachtet hat, könnte man an Keimscheiben mit doppeltem Eikern und demgemäß auch doppelter Kerncopula denken. Eine andere Möglichkeit wäre, daß zwei Nebensamenkerne, wie man es bei polyspermen Seeigeleiern gesehen hat, zusammengetreten sind.

VII. Vögel.

Wie man systematisch die *Vögel* vielfach mit den *Reptilien* unter dem gemeinsamen Namen der *Sauropsiden* vereint und nur als einen hoch entwickelten und specialisierten Seitenzweig der letzteren deutet, so schließt sich auch ihre Entwickelung aufs engste der Entwickelung der *Reptilien* an. Die in der Nachbarschaft des Ostium abdominale tubae befruchteten Eier werden beim Passieren von Oviduct und Uterus mit den bekannten Hüllen umgeben und machen die ersten Entwickelungsvorgänge durch. Die bei den höheren *Reptilien* sich bemerkbar machende und in Korrelation zur Ausbildung der Eiweißschicht stehende Tendenz, die Zeit der Entwickelung im Mutterleib abzukürzen, hat bei den *Vögeln* weitere Fortschritte gemacht, so daß das Ei, noch ehe es zur Gastrulation kommt, abgelegt wird.

Reifung und Befruchtung des Vogeleies sind so gut wie unbekannt, was um so verwunderlicher ist, als das Vogelei, besonders das Ei des Huhns, zu allen Zeiten das Lieblingsobjekt der Embryologen gewesen ist, und für diesen Abschnitt der Untersuchung keineswegs größere Schwierigkeiten bietet, als das Ei der *Selachier* und *Reptilien*. So sind wir im Unklaren, ob 1 oder 2 Richtungskörper gebildet werden, ob Polyspermie normalerweise vorkommt oder nicht. Einiges wenige ist vornehmlich durch Holl's Untersuchungen über die Vorstadien der Reife bekannt geworden.

Wenn man berücksichtigt, daß alle dotterreichen Eier der Wirbeltiere sonst multinukleoläre Keimbläschen haben, so ist es eine sehr auffallende Erscheinung, daß das Keimbläschen des Vogeleies lange Zeit nur einen einzigen Nucleolus enthält, welcher sich bis in frühe Stadien der Entwickelung zurückverfolgen läßt. Schon das junge, aus der Teilungs- in die Wachstumsperiode übertretende Ei hat einen einzigen Nucleolus, der in einem feinmaschigen, durch eine Kernmembran nach außen abgeschlossenen Gerüst lagert. Im weiteren Verlauf ergeben sich Anklänge an die Erscheinungen, welche wir von *Amphibien* und *Selachiern* kennen. Im Umkreis des Nucleolus treten chromatische Stränge auf, welche an die „Flaschenbürsten“ genannten Figuren erinnern. Holl deutete anfangs die chromatischen Stränge im Sinne Carnoy's als Auflösungsfiguren, später nach Kenntnisnahme der Untersuchungen Rückert's und Born's als Anlagen von Chromosomen. Sie nehmen innerhalb des Kernnetzes einen ziemlich gut abgegrenzten Bezirk ein, welcher sich allmählich auf Kosten der chromatinfreien Rinde ausdehnt. Während das Keimbläschen aus seiner anfänglich centralen Stellung zur Oberfläche aufsteigt, schwindet der Nucleolus; schließlich entsteht in dem an der Eioberfläche angelangten Keimbläschen eine Gruppe kleiner Stäbchen, in denen Holl die Anlage der Richtungschromosomen erblickt.

[Während der Revision der Druckbogen bin ich noch in der Lage, eine Arbeit kurz zu berücksichtigen, welche die oben hervorgehobene empfindliche Lücke in unseren Kenntnissen vom Reifungs- und Befruchtungsprozeß der Wirbeltiere ausfüllt. Harper (1902) hat

die ersten Entwickelungsvorgänge an den Eiern von Tauben studiert. Die Befruchtung erfolgt im oberen Abschnitt des Eileiters; beim Uebertritt in den drüsigen Abschnitt desselben werden die Richtungskörper gebildet. Wie bei der Verwandtschaft der *Vögel* mit den *Reptilien* zu erwarten war, ist Polyspermie vorhanden und verbindet sich nur ein Spermakern mit dem Eikern, während die Kerne der übrigen Spermatozoen (Nebenspermatozoen) sich zwar karyokinetisch vermehren, frühzeitig aber nach der Peripherie der Keimscheibe verlagert werden. Die Karyokinesen der Spermaspindeln sollen rascher ablaufen als die des Furchungskerns, während Rückert für *Selachier* das Gegenteil angiebt.]

VIII. Säugetiere.

Von den 3 Hauptabteilungen der Säugetiere sind die nach Art der Vögel ovoviviparen *Monotremen* (*Echidna*, *Proechidna*, *Ornithorhynchus*) bisher auf Eireife und Befruchtung noch nicht untersucht worden, was bei der Seltenheit der Tiere und der Schwierigkeit der Materialbeschaffung ganz begreiflich ist. Auch über die *Beuteltiere* ist, abgesehen von Beobachtungen über die Anwesenheit von Richtungskörperchen, nichts bekannt geworden. Und so sind wir in unserer Schilderung ausschließlich auf placentale Säugetiere angewiesen.

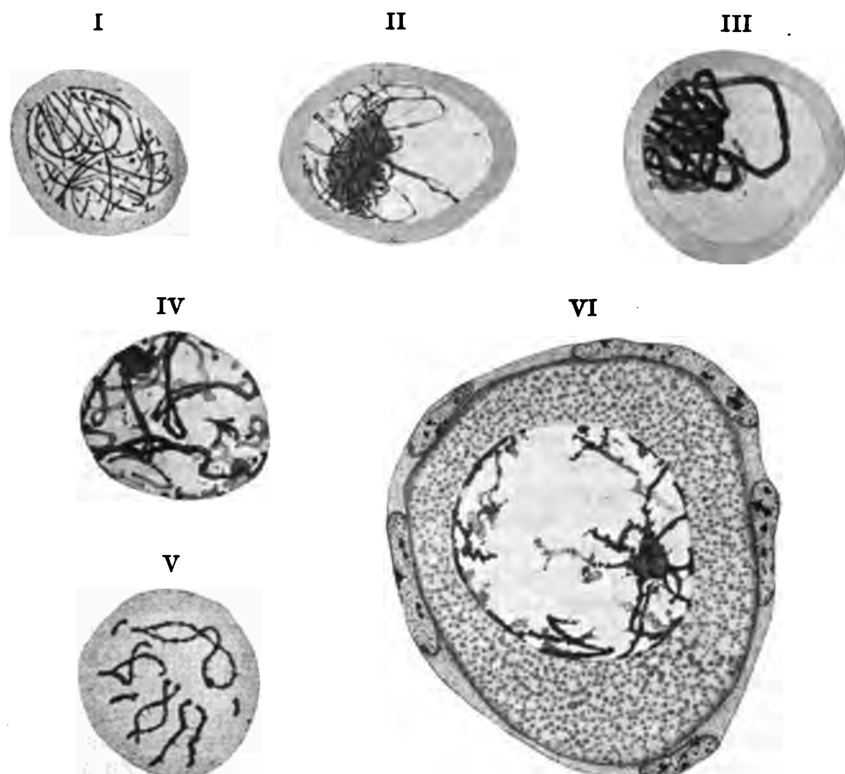


Fig. 197. Verschiedene Entwickelungsstufen des Keimbläschens des Kaninchens (nach Winiwarter). Vergr. 1700:1.

Ueber die Eireife und die dieselbe vorbereitenden Veränderungen liegen nur wenige Arbeiten vor, welche an dem Uebelstand leiden, daß keine von ihnen in erschöpfender Weise alle Veränderungen bis zu Ende im Zusammenhang darstellt. Ueber die Veränderungen der Kerne während der letzten Zeit des Embryonallebens und den ersten Wochen nach der Geburt, während der Periode, in welcher sich die indifferenten Abkömmlinge des Keimepithels in die Follikel- und Eizellen sondern, handelt Winiwarter (1900), mit dessen Darstellung manche Befunde Rabl's (1897) über die Eier neugeborener Kätzchen übereinstimmen.

Zur Zeit, in welcher die Differenzierung im Zellmaterial der Keimschicht noch nicht eingetreten ist, haben die Kerne ein feinmaschiges Reticulum mit Chromatinbrocken (noyaux protobroques) in demselben. Später verteilt sich das Chromatin (noy. deutobroques) und ordnet sich zu gewundenen dünnen Fäden an, vielleicht auch einem einzigen Faden, dessen Windungen häufig einander genau parallel verlaufen (Fig. 197 I noy. leptotènes). Die Zellen mit feinmaschigem Kernreticulum vermehren sich karyokinetisch; sie sind zum Teil Ovogonien, zum Teil Follikelzellen. Die Zellen mit gewundenem Faden sind die in die Wachstumsperiode eintretenden Ovocyten. Indem die Fadenschlingen sich an einem Punkt zusammendrängen, entsteht hier ein dichter Haufen (II, noy. synaptènes). Zugleich verschmelzen die einander parallel verlaufenden Fadenschenkel zu einem dickeren Chromatinfaden, dessen Anordnung dann wieder eine Lockerung erfährt (III, noy. pachytènes). Im weiteren Fortgang spaltet sich der einheitliche Chromatinfaden durch Längsteilung, oder richtiger gesagt, er weicht von neuem in seine beiden Komponenten, die verklebten Schleifenschenkel, auseinander (IV, noy. diplotènes). Derartige Eier mit längsgespaltenem Chromatinfaden wurden auch von anderen Forschern beobachtet, so von Van der Stricht, Rückert, H. Rabl, welche aber das Bild auf eine Teilung des Chromatinfadens beziehen, nicht auf erneute Trennung vorher verschmolzener Teile.

Wenn nun der Chromatinfaden in Stücke zerfällt, können die einander anfänglich parallel verlaufenden Teile eines Chromatinstückes sich 8-förmig umeinander wickeln oder an den Enden zu Ringen verkleben (V). So entstehen Bilder, wie sie von *Amphibien*, *Selachiern*, auch von wirbellosen Tieren beschrieben worden sind. Winiwarter ist der Ansicht, daß die beiden Stücke eines Paares nicht als Tochterchromosomen eines Mutterchromosoms angesehen werden dürfen, denn sie sind ja nach seiner allerdings mit einiger Vorsicht gegebenen Schilderung die vorübergehend verklebten Windungen eines einheitlichen Chromatinfadens, daher nicht durch Längs-, sondern Querteilung aus diesem Chromatinfaden entstanden. Man kann auch die betreffenden paarig vereinten Chromatinstücke nicht Chromosomenpaare nennen. Denn es hat sich nicht nachweisen lassen, daß sie in die Chromosomen der Richtungsspindel übergehen. Vielmehr tritt zunächst eine Umformung in ein chromatisches Kernnetz (VI, noy. dictyotènes) ein. Um diese Zeit — es ist die Zeit, um welche sich die Eifollikel bilden — wird ein ächter, d. h. chromatinfreier Nucleolus bemerkbar, während auf früheren Stadien Nucleoli nur selten nachweisbar waren.

Die anschließenden weiteren Veränderungen wurden im Zusammenhang nur von Holl, in einzelnen Stadien auch von Löwenfeld, Sobotta und Tafani untersucht; sie sind noch nicht genügend auf-

geklärt. Strittig ist vor allem die Art, wie die Chromosomen entstehen. Es scheint keinem Zweifel zu unterliegen, daß an ihrer Bildung der Nucleolus Anteil hat, welcher somit im Vergleich zu den von Winiwarter beschriebenen Stadien eine Veränderung erfahren und sich mit Chromatin beladen haben muß. Am Nucleolus unterscheidet demgemäß Löwenfeld (1888) zwei Bestandteile, eine Grundsubstanz und darin eingestreutes Chromatin. Die Grundsubstanz hält Löwenfeld für kontraktil und erklärt so, daß der Nucleolus seine Lage verändern, sogar aus dem Keimbläschen auswandern könne. Nach Tafani (1889) würde auch in der That bei der Eireife der Nucleolus aus dem sich auflösenden Keimbläschen heraustreten und für sich allein die Chromosomen bilden. Dagegen giebt Sobotta (1895) an, daß das chromatische Reticulum und der Nucleolus beide am Aufbau der Chromosomen beteiligt seien.

Leider beziehen sich die ausführlichen Angaben Holl's (1894) auf offenbar schlecht konservierte Präparate. Nach Holl soll das Material für die Chromosomen zum Teil im chromatischen Kernnetz und dessen knotigen Anschwellungen enthalten sein, zum Teil in dem in Einzahl vorhandenen Nucleolus. Letzterer soll ungefähr 20 Schroen'sche Körner umschließen, welche allmählich aus ihm heraustreten, Substanz aus dem chromatischen Reticulum aufnehmen und so zu Chromosomen werden, während der hüllenartige Rest des Nucleolus zu Grunde geht. Bei der Bildung der Richtungsspindel soll ein Teil des Keimbläschens ausgestoßen werden und einen ansehnlichen, neben dem Ei liegenden Körper erzeugen. Dieser sog. Keimbläschenrest ist, wie Sobotta mit Recht vermutet, sicherlich nichts anderes als der erste Richtungskörper.

Was nun die feinere Struktur der Richtungsspindeln anlangt, so soll nach Sobotta an ihnen die Polstrahlung und demgemäß auch ein Centrosoma gänzlich fehlen. Dieser Angabe wird freilich widersprochen. H. Rabl (1897) fand centrosomenartige Strukturen und Polstrahlung bei Richtungsspindeln atretischer Follikel. Ein weiteres Merkmal der Richtungsspindeln, besonders der zweiten, ist die auch sonst bei Richtungsspindeln öfters beschriebene Tonnengestalt, insofern die Spindelfasern lange Zeit einander nahezu parallel verlaufen oder nur schwach nach den Polenden konvergieren. Auffallend deutlich ist in den Metaphasen die Zellenplatte und beim Durchschneiden der Teilstücke das aus der Zellplatte sich entwickelnde Zwischenkörperchen (Sobotta, Tafani).

Die Chromosomen der ersten Richtungsspindeln scheinen vollkommen dieselben Figuren zu entwickeln, welche Carnoy bei Amphibien genauer beschrieben und „Oiselettes“ genannt hat. Danach sollte man auch für die Säugetiere erwarten, daß frühzeitig eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen statthat, von denen aber die eine erst bei der zweiten Richtungskörperbildung zum Austrag kommt. Die Chromosomen der zweiten Richtungsmitose sind Stäbchen, welche bei der Teilung bisquitförmig eingeschnürt werden. Ihre Zahl bestimmte Sobotta bei der Maus auf 12, während Tafani 20, Holl 24 annimmt.

Die Richtungskörper sind bei den Säugetieren von ganz auffallender Größe. Besonders gilt das Gesagte vom ersten Richtungskörper, sofern derselbe ungeteilt bleibt. Oft kommt es aber vor, daß er sich in zwei Teile teilt, wie Van Beneden für *Fledermäuse* nachgewiesen hat. Zur Zeit, wo der Follikel platzt und das Ei in die

Tube übertritt, ist wohl in der Regel die Bildung des ersten Richtungskörpers beendet und die zweite Richtungsspindel fertiggestellt. Es werden zwar Ausnahmen von dieser Regel angegeben: so will Bischoff (A. L. III, 10, 1845) in einer Anzahl von Fällen das Keimbläschen bei Hundeeiern noch im oberen Drittel des Oviducts gefunden haben, während andererseits Van Beneden (1880) aus dem Eierstock einer Fledermaus ein Ei beschreibt, in dem schon der Eikern vorhanden gewesen sei. Beiderlei Angaben sind wohl mit Vorsicht aufzunehmen.

Sehr auffallend sind die Angaben Sobotta's und Tafani's, daß bei Mäuseeiern in der Regel nur ein Richtungskörper gebildet werde. Die Zahl der Fälle, in welchen vom Ei ein erster und ein zweiter Richtungskörper abgeschnürt werde, schätzt Tafani auf $^1/_5$, Sobotta sogar nur auf $^1/_{10}$ aller Eier. In der genaueren Deutung ihrer Befunde weichen beide Forscher erheblich voneinander ab. Nach Tafani wäre es der zweite Richtungskörper, welcher in der Entwickelung so oft unterdrückt werde. Das Ei soll, ausgerüstet mit der ersten Richtungsspindel, in den Oviduct übertreten. Treffen Eier und Spermatozoon frühzeitig aufeinander, so habe es mit der Bildung des ersten Richtungskörpers sein Bewenden. Verzögere sich dieser Zeitpunkt, so soll das Ei noch die Möglichkeit haben, einen zweiten Richtungskörper zu erzeugen. Es würden demnach beide Richtungskörper im Oviduct gebildet werden.

Im Gegensatz zu Tafani nimmt Sobotta an, daß das Ei im Oviduct stets die zweite Richtungsspindel enthalte und nach eingetretener Besamung den zweiten Richtungskörper produziere. In den $^9/_{10}$ der Fälle, in denen später das Ei nur mit einem Richtungskörperchen versehen ist, sei zur Zeit des Follikelsprungs noch das Keimbläschen vorhanden gewesen. Im Periovarialraum findet man dasselbe aufgelöst und den Chromosomenknäuel frei im Protoplasma liegend. Beim Uebertritt in die Tube bildet sich dann sofort die zweite Richtungsspindel. Anders verläuft der Reifungsprozeß bei Eiern mit 2 resp. 3 Richtungskörperchen. Bei diesen entsteht die erste Richtungspindel schon im Ovar vor dem Follikelsprung; hier wird auch der erste Richtungskörper abgeschnürt. Beim Uebergang in den Oviduct organisiert sich die zweite Richtungsspindel. Demnach würde die Entscheidung, ob ein oder zwei Richtungskörper gebildet werden, nicht von der Zeit der Befruchtung abhängen, sondern vom Zustand der Reife des Keimbläschens zur Zeit des Follikelsprungs.

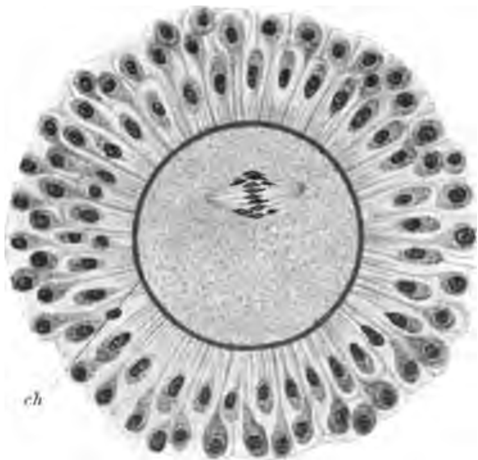


Fig. 198. Ei der Maus mit erster Richtungsspindel und Corona radiata. *ch* Chorion (nach Sobotta). Vergr. 500:1.

SOBOTTA stützt sich bei seiner Ansicht auf die Unterschiede, die im Bau zwischen erster und zweiter Richtungsspindel bestehen.

Nach SOBOTTA unterscheidet sich die erste Richtungsspindel im Mäuseei von den Spindeln, wie man sie sonst zu Gesicht bekommt, durch drei Merkmale: 1. durch ihre außergewöhnliche Größe, 2. durch ihre nahezu centrale Lage, 3. durch die schon oben beschriebene Gestalt der Chromosomen. Die Lage sei derart, daß man an eine Teilung des Eies in gleichmäßige Stücke, an eine Art Parthenogenese denken könne. SOBOTTA hat aber an einer Reihe von Uebergängen feststellen können, daß die Spindel allmählich an die Oberfläche emporrückt, sich erst tangential, dann radial einstellt und schließlich den Richtungskörper erzeugt.

Von seinen Beobachtungen ausgehend, erklärt SOBOTTA (1899) eine Reihe in der Litteratur vorliegender, von FLEMMING (1885) und dessen Schüler SCHOTTLÄNDER (1891, 1893), HENNEGUY (1894), RABL, SPULER (1898, 1901) stammender Befunde an atretischen Follikeln ebenfalls als Stadien der Richtungskörperbildung. Die betreffenden Eier zeigten zum Teil merkwürdig vom Normalen abweichende Teilungsfiguren, manchmal auch normale Spindeln, welche, ganz wie Furchungsspindeln, in einem Durchmesser des Eies eingestellt waren. Letztere wären nach SOBOTTA als tief gelagerte erste Richtungsspindeln zu deuten. Indessen scheint es, als müßten hier verschiedenerlei, wenn auch einander ähnlich sehende Erscheinungen auseinandergehalten werden. Die meisten der betreffenden Autoren hatten ihre Beobachtungen auf eine Art parthenogenetischer Entwickelung der Eier zurückgeführt. Diese Deutung ist offenbar berechtigt, da sich hat feststellen lassen, daß Säugetiereier in atretischen Follikeln sich in zwei und mehr Stücke teilen können. Auch stimmen viele der eigentümlichen Kernteilungsfiguren, welche besonders RABL abgebildet hat, mit den Figuren überein, welche nach meinen Untersuchungen reife, in parthenogenetischer Entwickelung begriffene Seeigeleier liefern (Halbspindeln, Ovocentren, zerstreute Kernbläschen).

Ob in der That bei Mäusen die Bildung der ersten Richtungsspindel und des betreffenden Richtungskörperchen ganz unterdrückt wird, oder ob nicht wenigstens Reste des Vorgangs noch erkennbar sind, bedarf der näheren Untersuchung. Keinesfalls handelt es sich dabei um eine bei Säugetieren weit verbreitete Erscheinung. Denn in der älteren und neueren Litteratur kennen wir eine Menge Beobachtungen, welche die Existenz von 2 Richtungskörpern, eines größeren ersteren und eines kleineren zweiten, oder sogar von 3 Richtungskörpern, von denen 2 dem geteilten ersten entsprechen würden, außer Frage stellen. Derartige Befunde wurden von BISCHOFF beim Ei vom *Reh*, *Meerschweinchen* und *Kaninchen*, von VAN BENEDEN bei *Chiropteren* gemacht.

REIN (1883) macht Angaben über größere Zahlen von Richtungskörperchen. Er beobachtete bei einem Ei vom Meerschweinchen 4 Körper im Umkreis des Eies und verweist auf ähnliche Befunde BISCHOFF's und COSTE's am Kaninchenei, denen zufolge 5 Körperchen vorhanden waren. Selbstverständlich sind diese Angaben unhaltbar. Bei Untersuchung eines so empfindlichen Objekts wie des Säugetiereis im lebenden Zustand — auch REIN versuchte Eireife und Befruchtung an frischen Eiern zu verfolgen — sind pathologische Bilder (austretende Protoplasmatropfen, Verquellungen) auch bei größter Vorsicht kaum zu vermeiden. Daher können auch REIN's Angaben über Veränderungen und Bewegungen der Geschlechtskerne nur mit Vorsicht verwertet werden.

Die Befruchtung des Säugetiereies erfolgt im ersten — nach REIN sogar erst im zweiten — Drittel des Oviducts, selten innerhalb der Leibeshöhle (Möglichkeit der Extrauterinschwangerschaft). Bei der Maus gelangen aus dem prall mit Spermatozoen gefüllten Uterus nur wenige Samenfäden bis in die Gegend, wo sich die Befruchtung vollzieht; man findet daher immer nur wenige Spermatozoen auf der Wanderung durch das Chorion oder innerhalb desselben, während es bei anderen Säugetieren leicht gelingt Spermatozoen im Chorion oder innerhalb des Chorion nachzuweisen. Die Eier, welche ausgerüstet mit der charakteristischen Corona radiata (Fig. 198) in den Ovidukt gelangten, besitzen um diese Zeit noch Reste derselben, welche aber das Eindringen der Spermatozoen nicht verhindern.

Das Eindringen des befruchtenden Spermatozoon (Fig. 200 1) erfolgt an einer meist schwach hervorgebuchteten Stelle und zwar scheint nur der Kopf und das Mittelstück in das Ei zu gelangen (TAFANI, SOBOTTA). Nunmehr beginnt die Aequatorialplatte der zweiten Richtungsspindel sich in die Seitenplatten zu spalten. Nach den Angaben der meisten Autoren (BISCHOFF, BARRY, VAN BENEDEN, HENSEN) vollzieht sich dann eine Retraktion des Dotters und kommt es zur Bildung eines Raumes zwischen Chorion und Eioberfläche.



Fig. 199. Bildung des zweiten Richtungskörpers der Maus. I zweite Richtungsspindel noch nicht radial eingestellt, II zweite Richtungsspindel in Teilung begriffen, mit deutlicher Zellplatte; *a* erster Richtungskörper, *b* dessen Kern (nach SOBOTTA). Vergr. 1200:1.

Nur SOBOTTA erwähnt die Erscheinung nicht, bildet sie auch nicht ab. Wahrscheinlich ist die Retraktion im Mäuseei geringfügig; daß sie ganz fehlen sollte, ist sehr unwahrscheinlich. Eine geringe Retraktion des Dotters soll nach VAN BENEDEN's Angaben schon im Eierstock nach der Bildung des ersten Richtungskörpers eintreten; auch soll um dieselbe Zeit nach innen vom Chorion eine Dotterhaut ausgeschieden werden, ein Vorgang, von dem die meisten Autoren keine Erwähnung thun.

Indem der Spermakopf quillt (2 u. 3.), entwickelt er sich zu einem Bläschen mit achromatischem Netz, in welchem nach einiger Zeit alles Chromatin zu einem Nucleolus-artigen Körper zusammengeballt ist (4). Gleichzeitig entsteht aus dem Rest der Richtungsspindel ebenfalls ein Bläschen, in dem man zunächst mehrere Chromatinbrocken, später ebenfalls nur einen einzigen chromatischen Nucleolus findet (3, 4). Eine Zeit lang ist der Samenkern noch an seiner geringeren Größe vom Eikern zu unterscheiden. Später gleicht sich der Unterschied aus. Auch verteilt sich das Chromatin wieder im Kernnetz und erzeugt einen in

viele Windungen gelegten Faden (5, 6), der sich dann in die Chromosomen sondert. Ehe es soweit kommt, können die Kerne mit-

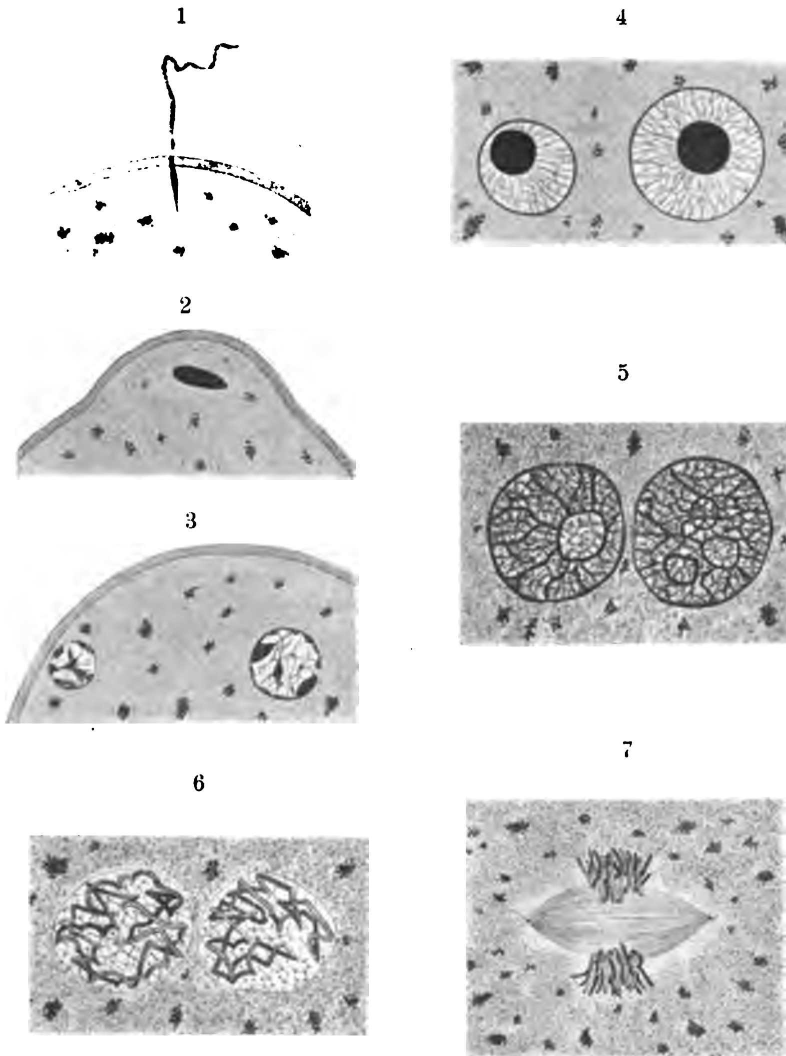


Fig. 200 1—7. Sieben Befruchtungsstadien des Mäuseeies (nach SOBOTTA). Vergr. 1200 : 1.

einander verschmelzen. Die Regel ist es aber nicht, vielmehr kommt gewöhnlich die Vereinigung des Materials von Ei und Samenkern auf dem Stadium der Furchungsspindel zustande (7). Das die Bildung der Spindel veranlassende Centrosoma wird erst deutlich, wenn die Geschlechtskerne sich einander genähert haben, so daß die Zugehörigkeit zum Spermakern bisher noch nicht hat bewiesen werden können, wenn sie auch nicht zweifelhaft sein kann.

Bei der Befruchtung der Säugetiere kommen noch einige biologisch interessante Besonderheiten in Betracht. Bei den *Nagetieren* entwickelt sich im Anschluß an die Begattung der Scheidenpfropf, eine die Scheide vollkommen verschließende glasige Masse, welche erst allmählich gelockert wird und herausfällt. Die glasige Masse bildet sich aus dem Sekret der Prostatadrüsen des Männchens.

Merkwürdig ist die Entwickelung des *Rehs*. Man unterschied lange Zeit 2 Brunstzeiten, von denen die eine in den Sommer (Juli und August), die andere in den Winter (November und Dezember) fallen sollte. Wie BISCHOFF (A. L. III, 10, 1884) zuerst bewies und andere später bestätigt haben, fällt die Brunst ausschließlich in die Monate Juli und August. Die Eier werden auch um diese Zeit befruchtet und beginnen die ersten Furchungen; sie kommen aber dann zur Ruhe und entwickeln sich zunächst nicht weiter, ja es sollen die Furchungskugeln zu einer gleichförmigen Masse verschmelzen, bis im Dezember der Entwickelungsprozeß energischer wird, so daß im Januar schon die Keimblase gebildet ist. Die verspätete Entwickelung des Embryo war Ursache, daß man die Zeit der Begattung des Rehs, wie bei anderen *Cerviden* in den Winter verlegte. Eine ähnliche Verlangsamung der Entwickelung scheint beim *Dachs* vorzukommen und zu falschen Angaben über die Ranzzeit geführt zu haben (WIDMANN, FISCHER 1900).

Nach den sehr genauen, auf ein umfangreiches Material gestützten Untersuchungen Keibel's (1902) liegen die Verhältnisse beim Reh etwas anders, als Bischoff angegeben hat. Nach ihnen muß man es wohl als ausgeschlossen betrachten, daß die Furchungszellen unter einander wieder verschmelzen; vielmehr geht der Entwickelungsprozeß, wenn auch in sehr langsamem Tempo, ständig weiter. Keibel fand schon Ende August Keimblasen mit Embryonalknopf, welche in den darauffolgenden Monaten langsam heranwuchsen, bis Ende November, meist erst im Laufe des Dezember der Embryonalschild gebildet wurde.

Noch eigentümlicher liegen die Verhältnisse bei den *Fledermäusen*. Die Begattung erfolgt im Spätherbst, bevor die Tiere die Winterquartiere beziehen. Während des Winterschlafs findet man den Uterus mit lebendem Sperma prall gefüllt. Aber erst im Frühjahr beginnt die Ovulation und werden die Eier befruchtet, welche sich nun rasch weiter entwickeln. So werden wenigstens die Verhältnisse von den meisten Forschern geschildert (BENEKE, EIMER, FRIES, DUVAL), während VAN BENEDEN angiebt, daß die Eier im Laufe des Winters befruchtet würden, lange Zeit aber, wie beim Reh, in Ruhe verharren und erst im Frühjahr die Furchung beginnen. VAN BENEDEN's Angaben sind nicht einwurfsfrei. Da VAN BENEDEN die Oviducte immer erst untersuchte, nachdem die Fledermäuse einige Zeit, oft sogar einige Tage aus den Winterquartieren in die Wärme gebracht worden waren, ist es sehr wohl denkbar, daß das Erwachen aus dem Winterschlafe eine verfrühte Entwickelung zur Folge gehabt hat. Damit würde in bester Uebereinstimmung stehen, daß VAN BENEDEN in sehr verschiedenen Wintermonaten die Eier immer im Wesentlichen auf gleicher Entwickelungsstufe antraf, daß bei vielen anderen der untersuchten Tiere noch keine Ovulation stattgefunden hatte, und zwar sogar bei Fledermäusen, welche im April untersucht wurden und um diese Zeit reife, noch nicht gesprungene Follikel besaßen.

Litteratur am Ende des II. Teils des Kapitels.

Zweites Kapitel.

II. Teil.

Der Furchungsprozess.

I. Einleitung.

Nachdem im Laufe der Befruchtung der Samenkern mit dem ihm angefügten Centrosoma tiefer in das Ei eingedrungen ist, teilt sich das Centrosoma samt der in seinem Umkreis zur Ausbildung gelangten Strahlung in 2 Tochtercentrosomen; aus dem Monaster entsteht der Amphiaster. Die Teilung kann sich frühzeitig vollziehen, ehe Ei- und Samenkern einander begegnet sind; sie kann aber auch der Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne folgen. Im einen wie im anderen Fall kommt es nach einiger Zeit zur Bildung der Furchungsspindel: die Tochtercentrosomen liefern die Pole der Spindel und zugleich die Centren der von denselben in das umgebende Protoplasma sich ausdehnenden Strahlungen; zwischen ihnen liegen anfangs die zum Furchungskern verschmolzenen oder die Verschmelzung vorbereitenden Geschlechtskerne, später die aus letzteren hervorgegangene Spindel mit den zur Aequatorialplatte angeordneten, oft noch in zwei Gruppen (eine männliche und eine weibliche) geschiedenen Chromosomen. Damit ist die reguläre mitotische Zellteilung eingeleitet, welche unter dem Namen Furchungsprozeß bekannt ist. Die befruchtete Eizelle teilt sich samt ihrem Furchungskern in 2 Stücke, die Furchungskugeln oder Blastomeren, diese nach einiger Zeit in 4, 8, 16 u. s. w. Stücke, welche in gleichem Maße kleiner werden, als ihre Zahl zunimmt.

Ehe wir den Furchungsprozeß in den einzelnen Abteilungen der Wirbeltiere besprechen, schicke ich abermals einige allgemeine Erörterungen voraus. Die Fragen, welche hierbei Berücksichtigung verlangen, sind folgende:

1) Inwieweit ist die Lage der die Teilung des Eies bewirkenden Furchungsebenen eine streng gesetzmäßige, so daß eine einheitliche Benennung derselben ermöglicht wird? Wird ein bestimmter Furchungstypus auch unter verschiedenartigen Bedingungen, wie sie vor allem durch den wechselnden Gehalt des Eies an Nahrungsdotter gegeben sind, beibehalten?

2) Durch welche Momente wird die Anordnung der Furchungsebenen bestimmt, und inwieweit steht die Anordnung der Furchungsebenen in konstanten Beziehungen zur Organisation des fertigen Tieres.

Bei der Besprechung der Anordnung der Furchungsebenen beginnen wir mit dotterarmen, kugeligen, sogenannten „alecithalen“, besser gesagt „homolecithalen“ (Wilson) oder „isolecithalen“ (Waldeyer) Eiern, denen man eine „äquale Furchung“ zuschreibt, weil lange Zeit über die Blastomeren untereinander von ziemlich gleicher Größe sind (vergl. p. 257). Am besten paßt die Bezeichnung „äquale Furchung“ für die ersten beiden Teilungsschritte. Denn fast stets zerlegt die erste Teilebene das Ei in zwei gleichgroße Halbkugeln (a u. b). Die zweite Teilebene steht senkrecht auf der ersten und zerlegt das Ei in Quadranten a^1, a^2 und b^1, b^2; sie ist, streng genommen, eine doppelte, da jede der beiden durch die erste Teilung erzeugten Halbkugeln unabhängig von der anderen durch einen besonderen Teilungsakt halbiert wird. Immerhin kann man von einer einheitlichen zweiten Teilebene reden, weil die Teilebenen beider Halbkugeln in der Regel vollkommen gleich gerichtet sind, so daß sie gemeinsam eine einzige Ebene bilden. Die beiden ersten Furchungsebenen schneiden sich in einer Linie, die man die Hauptachse des Eies nennt, deren Enden man als Pole (animalen und vegetativen Pol) bezeichnet. Diesen Vergleich mit einer Erdkugel fortführend, spricht man von den beiden ersten Furchen als den Meridianfurchen.

Die regelmäßige Anordnung der beiden meridionalen Furchungsebenen hat gewöhnlich nur kurzen Bestand. Nach Beendigung einer jeden Teilung zeigen die Blastomeren die Tendenz sich abzurunden und ihre Gestalt möglichst der Kugelform zu nähern, so daß sie sich nur in geringer Ausdehnung berühren. Dieser Tendenz wirkt eine andere Kraft entgegen, welche die Furchungskugeln in innigen Kontakt zu bringen und gegeneinander abzuplatten sucht; sie wird wahrscheinlich durch den Druck der umliegenden Eihüllen hervorgerufen; ihre Wirkung kann ausbleiben, und die Furchungskugeln können dann auseinanderfallen, wenn die Eier in kalkfreiem Wasser kultiviert werden, was wenigstens für Seeigeleier bewiesen ist (Herbst). Unter gewöhnlichen Verhältnissen jedoch führt der Kompromiß zwischen den beiden einander widersprechenden Tendenzen zur Bildung von Brechungsfurchen. Anstatt daß an einem Pol alle 4 Furchungskugeln in einem Punkt zusammenstoßen, drängen zwei über das Kreuz gestellte Teilstücke die beiden anderen aus dem Kontakt heraus und kommen dadurch in größerer Ausdehnung miteinander in Berührung, bei der Polansicht in Form einer kurzen Linie, welche man die Brechungsfurche nennt. Bei der Gleichheit der 4 ersten Furchungskugeln ist es begreiflich, daß der Kontakt an dem einen Pol durch das eine Paar Furchungskugeln hergestellt wird, z. B. a^1 und b^2, an dem anderen Pol durch das andere (a^2 u. b^1), so daß die Brechungsfurchen der beiden Pole, auf dieselbe Ebene projiziert, sich unter rechtem Winkel schneiden würden. Selten kommt es vor, daß der Kontakt in ganzer Länge der Hauptachse zwischen denselben Kugeln zu stande kommt, und daß damit die beiden anderen Furchungskugeln aus jeder Berührung herausgedrängt werden.

Eine Unterscheidung der beiden Pole der Hauptachse des Eies ist nach dem, was wir bisher kennen gelernt haben, noch nicht möglich; immerhin ist sie gewöhnlich schon sehr früh durchführbar, und zwar auf Grund anderweitiger Momente. Bei dem vielfach als Typus eines äqualen Eies verwandten Seeigelei fand Boveri (1901)

Polarität in der Pigmentverteilung. Ferner sind fast stets die beiden Pole während der beiden ersten Teilungen an der Lage der Kernspindeln zu erkennen. Schon die erste Teilungsfigur ist zumeist dem einen Pol, den wir den animalen nennen, mehr genähert als dem anderen, dem vegetativen. Diese Unterscheidung von animalem und vegetativem Pol wird gewöhnlich offenkundig beim dritten Teilungsschritt, bei welchem ziemlich gleichzeitig die 4 Quadranten in 8 Teile zerlegt werden. Die 4 Teilungsfurchen, welche gemeinsam die dritte Teilung bewirken, liegen zumeist genau in einer und derselben Ebene, welche senkrecht zu den beiden ersten Furchen steht; sie bilden die Aequatorialfurche, so genannt, weil die Furchung längs dem Aequator einschneidet. Genau äquatorial ist die Furche wohl niemals, sondern von der Gegend des Aequators etwas nach dem einen Pol, dem animalen, verschoben, so daß die um diesen Pol gruppierten Teilstücke etwas kleiner sind als die 4 übrigen.

In der weiteren Folge alternieren Furchungsebenen, welche senkrecht zum Aequator verlaufen, mit solchen, die der Aequatorialebene parallel sind. Letztere Furchen nennt man latitudinale Furchen; erstere könnte man Vertikalfurchen nennen. Indessen ist es nötig, hier zwei Möglichkeiten auseinanderzuhalten. Die Teilfurchen können wie die ersten beiden Meridianfurchen durch die Eipole verlaufen und die von jenen gebildeten Winkel halbieren. Wir wollen sie ebenfalls Meridianfurchen (sekundäre M.) nennen, den Ausdruck Vertikalfurchen dagegen auf Teilfurchen beschränken, welche zwar senkrecht zum Aequator gestellt sind, die Pole aber nicht durchschneiden. Solche Vertikalfurchen sind gewöhnlich einer der beiden ersten Meridianebenen parallel gestellt und fallen daher auf die andere Meridianebene senkrecht ein. Sie können aber auch von der parallelen Anordnung abweichen und schräg auf die zweite Meridianebene stoßen, woraus sich Uebergänge zwischen Meridian- und Vertikalfurchen ergeben.

Frühzeitig — und zwar um so frühzeitiger, je mehr bei den Blastomeren sich die Tendenz zur kugeligen Abrundung ausspricht — entwickelt sich im Centrum des Eies zwischen den Furchungskugeln ein von Flüssigkeit oder durchsichtiger Gallerte erfüllter Hohlraum, die Furchungshöhle. Indem dieser Hohlraum an Größe zunimmt, werden bei fortschreitender Furchung die Furchungskugeln auf eine oberflächliche Lage, das „Blastoderm“, zusammengedrängt; so bildet sich das als Blastula oder Vesicula blastodermica bekannte Entwickelungsstadium.

Für die Abänderung, welche der geschilderte Furchungsprozeß bei dotterreichen Eiern erfährt, sind zwei Momente maßgebend: 1) Anordnungsweise und 2) Masse des Nahrungsdotters. Ist der Nahrungsdotter konzentrisch um den Mittelpunkt des Eies angeordnet, das Ei „centrolecithal“, so bildet sich die superficielle Furchung aus, bei welcher anfänglich, öfters auch dauernd nur die oberflächlichen Schichten des Eies in Furchungskugeln abgeteilt werden, im Innern dagegen ein ungefurchter Rest des Dotters sich längere Zeit erhält. Da dieser Furchungstypus auf die Arthropoden beschränkt ist und bei keinem Wirbeltier vorkommt, kann er hier unberücksichtigt bleiben. Dagegen sind weit verbreitet bei Wirbeltieren die inäquale Furchung und die diskoidale

Furchung, welche beide bei Eiern mit polar differenzierter Dotteranordnung, den sogenannten „telolecithalen“ Eiern, vorkommen. Wie in dem den Bau des Eies behandelnden Kapitel auseinandergesetzt wurde (p. 257), besteht das Charakteristische der telolecithalen Eier darin, daß nach dem einen, dem vegetativen Eipol zu die Masse des Nahrungsdotters wächst, nach dem anderen, dem animalen Pol zu dagegen abnimmt. Die Differenzierung kann verschiedene Grade zeigen. Animale und vegetative Sphäre enthalten beide Dottermaterial, letztere jedoch größere Mengen und gewöhnlich gröbere Elemente (größere Dotterplättchen). Das andere Extrem zeigt am animalen Pol das Protoplasma frei oder nahezu frei von Dotterplättchen, den Nahrungsdotter darunter zu einer großen kugeligen Masse vereint, in welche das Protoplasma nur mit spärlichen Fäden (Elasmobranchier, Reptilien, Vögel, Monotremen), vielleicht sogar gar nicht mehr eindringt (Teleostier). Das Protoplasma, der „Bildungsdotter“, der allein teilungsfähige Abschnitt, bildet dann eine dem Dotter aufgelagerte Scheibe. Zwischen beiden Extremen giebt es alle Uebergänge.

Da der Nahrungsdotter ein zu keinen aktiven Bewegungen befähigtes Material ist, übt nur die Menge des Protoplasma direkten Einfluß auf die Abgrenzung der Furchungskugeln aus. Furchungskugeln, welche sich in gleichem Furchungsstadium befinden, werden daher ungefähr gleiche Mengen Protoplasma, bei der ungleichen Verteilung des Nahrungsdotters dagegen ungleiche Massen des letzteren enthalten. Daraus ergiebt sich mit Notwendigkeit, daß auf gleichem Teilungsstadium die Furchungskugeln am animalen Pol kleiner sein müssen als am vegetativen, um so viel kleiner, als sie dotterärmer sind. Nun ist aber der Nahrungsdotter nicht nur inaktiv, sondern sogar ein Hemmnis für die Bewegungen. Daher verlangsamt sich der Furchungsprozeß nach dem vegetativen Pol zu, was noch weiter dahin wirken muß, daß zu einem gegebenen Zeitpunkt die in der Furchung zurückgebliebenen vegetativen Zellen größer sind als die animalen. So bildet sich die inäquale Furchung aus, welche das Ei in Blastomeren von ungleicher Größe zerlegt. Der Größenunterschied muß proportional den Unterschieden in der Dotterverteilung sein. Sind diese Unterschiede enorm, so erhalten wir einerseits riesige dotterreiche, andererseits außerordentlich kleine protoplasmatische Blastomeren, schließlich kommt es zur diskoidalen Furchung, indem nur die dotterarme Masse am animalen Pol geteilt wird, die Dotterkugel einheitlich bleibt. Letztere scheidet damit aus der aktiven Entwickelung aus; sie bildet eine allmählich zur Resorption gelangende und nur indirekt am Aufbau der Organe beteiligte Masse, auf welcher der abgefruchte Teil des Eies, der Keim, in Form einer Scheibe lagert. Eine völlige Loslösung des Nahrungsdotters zu einer kern- und protoplasmafreien Masse, wie sie sich vorübergehend bei den Eiern von Crustaceen (Flußkrebs) nachweisen läßt, scheint bei Wirbeltieren zu keiner Zeit vorzukommen. Vielmehr ist die an die Keimscheibe angrenzende Partie der Dottermasse von Kernen und spärlichem Protoplasma durchsetzt, welche verschiedene Namen erhalten haben. Man spricht von „Dotterkernen“, „Merocytenkernen“ (kurzweg auch Merocyten), „Parablast-“ oder „Periblastkernen“. Da das die Kerne enthaltende Protoplasma eine zusammenhängende Masse darstellt, wurde der Name Dotter-

syncytium eingeführt; die Bezeichnung „Dotterorgan“ endlich soll bedeuten, daß die kernhaltige Protoplasmamasse die Aufgabe hat, die Assimilation des Nahrungsdotters während der Embryonalentwickelung zu vermitteln.

Es fragt sich nun, ob die Abänderungen, welche der Furchungsprozeß durch die Dotteranhäufung erfährt, auf die verschiedene Größe der Furchungskugeln und die verschiedene Geschwindigkeit, mit welcher sie in den einzelnen Regionen des Eies gebildet werden, beschränkt bleiben, oder ob auch die Anordnung der Furchen beeinflußt wird?

Lange Zeit überwog unter den Embryologen die Ansicht, es möge die gleiche Aufeinanderfolge der Teilfurchen, welche wir von der äqualen Furchung beschrieben haben, auch bei der inäqualen und diskoidalen Furchung gewahrt bleiben. Diese Ansicht fand ihre Stütze in der Wahrnehmung, daß bei vielen inäqual sich furchenden Eiern, so namentlich bei den am meisten untersuchten Froscheiern, das oben erläuterte Furchungsschema sich in der That namentlich während der frühen Stadien erkennen ließ. Zunächst traten die 2 rechtwinklig sich kreuzenden Meridionalfurchen auf, und auf diese folgte eine „Aequatorialfurche“, welche freilich in noch höherem Grade als bei äqualen Eiern die Verschiebung nach dem animalen Pol erlitten hatte, und zwar proportional dem Dotterreichtum des Eies. In der Folge ergaben sich jedoch auch bei diesen dem Schema sich fügenden Eiern manche im Vergleich zur äqualen Furchung neue Erscheinungen. So bilden sich Teilungen aus, welche wir bei der äqualen Furchung vermissen, die Tangentialteilungen, bei denen die Blastomeren durch Ebenen geteilt werden, welche der Oberfläche parallel verlaufen und äußerlich daher nicht sichtbar werdeu. Durch sie wird die bei der äqualen Teilung einschichtige Vesicula blastodermica vielschichtig.

Indessen giebt es auch Eier mit inäqualer Furchung, nämlich solche, bei denen der relative Dotterreichtum sehr groß ist, bei denen schon auf frühen Stadien der Entwickelung der Durchführung eines einheitlichen Furchungsschemas große Schwierigkeiten entgegentreten. Diese Schwierigkeiten steigern sich noch weiter bei Eiern mit diskoidaler Furchung. Meistens, aber keineswegs stets, sind noch die 2 Meridionalfurchen nachweisbar; aber eine typische Aequatorialfurchung ist nicht zu erkennen, selbst wenn man eine sehr weitgehende polare Verschiebung der Furche zugestehen wollte. Gleichwohl haben sich viele Forscher durch die unbefriedigenden Beobachtungsergebnisse nicht entmutigen lassen und fahren in den Bemühungen fort, wenn auch keine typische Aequatorialfurchung, so doch ein Aequivalent derselben auch bei den diskoidalen und hochgradig inäqualen Furchungsvorgängen nachzuweisen. Dieses Verfahren läßt sich nur rechtfertigen, wenn man annimmt, daß der Anordnung der Furchungsebenen eine tiefere Gesetzmäßigkeit zu Grunde liegt. Das ist aber ein Problem, welches selbst noch der Lösung bedarf.

Wir werden damit auf die oben an zweiter Stelle aufgeführten Fragen hingeleitet: durch welche Momente die Furchungsebenen in ihrer Anordnung bestimmt werden und in welchem Verhältnis diese Anordnung zum Bau des ausgebildeten Tieres stehen.

Um die regelmäßige Aufeinanderfolge der Furchen zu erklären, haben PRÉVOST und DUMAS (A. L. I 1824), die Entdecker des Furchungsprozesses, das Prinzip der rechtwinkligen Schneidung der Teilfurchen aufgestellt, ein Prinzip, welches bekanntlich durch SACHS auch für die Teilung der Pflanzenzellen Verwendung gefunden hat. RAUBER (1883) hat sich den Ansichten der beiden französischen Gelehrten angeschlossen, dieselben aber durch das „Prinzip der Polflucht der Teilfurchen“ ergänzt: es sollen die neu entstehenden Furchen die Tendenz haben, die Pole zu vermeiden. Schließlich wurde auch zur Erklärung das PLATEAU'sche Gesetz der kleinsten Flächen herangezogen. Die Anordnung der Furchungskugeln soll sich in der Weise vollziehen, daß die Summe ihrer Flächen möglichst kleine Dimensionen ergiebt.

Allen genannten Erklärungsversuchen haftet der Mangel an, daß sie die Anordnung der Teilfurchen nicht als die Konsequenz der den Teilungen vorausgehenden Bedingungen auffassen, sondern mit Zuständen, welche erst durch die Teilung geschaffen werden, in Zusammenhang bringen. Gegen die zwei zuerst erwähnten Erklärungsversuche muß noch weiter hervorgehoben werden, daß ihre empirische Begründung stark anfechtbar ist. Mit Recht haben sich gegen das Prinzip der rechtwinkligen Schneidung der Teilfurchen die meisten Forscher ausgesprochen, welche sich nach PRÉVOST und DUMAS mit dem gleichen Objekt, dem Froschei, beschäftigt haben; ebenso häufig wie rechte werden auch andere Winkel beobachtet. Was nun das Gesetz der kleinsten Flächen anlangt, so scheint demselben für die nach der Teilung eintretende Gruppierung der Blastomeren eine größere Bedeutung zuzukommen, mit Einschränkungen, welche sich vielleicht alle daraus erklären lassen, daß Furchungskugeln nicht die vom PLATEAU'schen Gesetz verlangte homogene Beschaffenheit haben. Auch muß zugegeben werden, daß die gemäß dem PLATEAU'schen Gesetz eintretende Anordnung der Furchungskugeln für den Verlauf der nächstfolgenden Teilungen von Wichtigkeit wird. Aber es wird damit nur ein kleiner Teil der Erscheinungen erklärt. In welcher Richtung die erste Furche einschneidet, wie es kommt, daß so häufig Teilung in ungleiche Stücke erfolgt, und so vieles andere bleibt unverständlich und kann nur aus den im Ei und seinen Abkömmlingen wirksamen lebendigen Kräften erklärt werden.

In der hier zuletzt angedeuteten Richtung hat O. HERTWIG (1884) versucht, für die Anordnung der Teilungsfurchen und die damit in Zusammenhang stehende Anordnung und Größe der Blastomeren eine Erklärung zufinden. Er geht davon aus, daß bei jeder Zellteilung die Teilfurche senkrecht zur Achse der Kernspindel einschneidet, und zwar in der Weise, daß sie diese Achse halbiert. Somit gilt es, die Ursachen zu ermitteln, welche die Einstellung der Kernspindel bestimmen. Diese sind in den Wechselwirkungen gegeben, welche bei jeder Zellteilung zwischen Kern und Protoplasma zu Tage treten. O. HERTWIG hat den Satz aufgestellt, daß sich die Pole der Spindel in die Richtung der größten Protoplasmamassen einstellen.

Der Grundgedanke dieses von einigen Seiten angegriffenen Satzes ist durchaus zutreffend. Nur muß man berücksichtigen, daß er sich auf äußerst komplizierte Lebensvorgänge bezieht. Bei derartigen Vor-

gängen kann man nicht erwarten, daß die ihnen zu Grunde liegende Gesetzmäßigkeit stets in genau den gleichen Erscheinungsformen zum Ausdruck kommt. Welche Anordnungen ein nach dem Hertwig-schen Prinzip wirkender Teilungsapparat herbeiführen wird, beruht auf dem Ineinandergreifen zahlreicher Einzelprozesse und muß daher notwendigerweise mannigfachen Variationen unterliegen, je nachdem die Wirkungsweise der einzelnen Faktoren in ihrer Intensität abgestuft ist.

Bei jedem der Fortentwickelung fähigen Zellkern wechseln zweierlei Zustände: 1) ein Zustand, in welchem er keinen Einfluß auf die Orientierung des umgebenden Protoplasmas ausübt, in welchem daher auch seine Lagerung in der Zelle eine wechselnde ist — wir wollen ihn den Zustand der Teilungsinaktivität nennen; — 2) ein Zustand, bei welchem das umgebende Protoplasma in radialen Bahnen nach dem Kern oder, richtiger gesagt, nach dem dem Kern angefügten Centrosoma orientiert ist — der Zustand der Teilungsaktivität. Infolge dieser als Strahlung zum Ausdruck kommenden Wechselwirkung mit dem Protoplasma gewinnt der Kern allmählich eine bestimmte Lagerung in der Zelle, und zwar rückt er, solange die richtenden Kräfte wirksam sind, mehr und mehr in das Centrum der aktiven Zellbestandteile, der Protoplasmamassen. Diese Einstellung des Kernes geschieht am Anfang jeder Teilung. Wenn nun durch Teilung des Centrosoma zwei Ausstrahlungscentren geschaffen werden, geht der orientierende Einfluß auf die beiden Tochtercentrosomen über; deren Stellung wird nun aber nicht mehr ausschließlich durch die Wechselwirkung mit dem Protoplasma bestimmt, sondern hängt auch davon ab, daß die Centrosomen untereinander verbunden sind, zunächst durch den Kern, später durch die aus dem Kern hervorgegangene, im Lauf der Teilung sich immer mehr in die Länge streckende Spindel. Obwohl nun die Ausstrahlungscentren vermöge der Streckung der Spindel allmählich ihre Lage verändern, so müssen doch die nach ihnen centrierten richtenden Kräfte auf die Stellung der gesamten Spindel stets in gleicher Weise wirken, solange der Nahrungsdotter spärlich oder in der Richtung aller Radien gleichmäßig verteilt ist. Die Wirkung wird der Art vor sich gehen, daß die Spindelachse nahezu durch das Eicentrum verläuft und die beiden Spindelpole vom Centrum gleich weit entfernt sind. Denn das ist die Stellung, in welcher jeder Spindelpol auf einen möglichst großen Abschnitt von Protoplasma Einfluß gewinnt und seinerseits wieder von demselben beeinflußt wird. Daraus folgt mit Notwendigkeit, daß die die Spindelachse halbierende Teilfurche durch das Eicentrum verlaufen muß — äquale Furchung.

Ist nun der Nahrungsdotter nach einem Pol der Eizelle zu reichlicher angehäuft, so ist eine centrale Spindelstellung nicht mehr möglich; es muß eine Verschiebung nach dem animalen Pol eintreten, und zwar zunächst einmal um soviel, als der Mehrbetrag an Nahrungsdotter auf der vegetativen Seite des Eies ausmacht. Thatsächlich muß sogar die Verschiebung eine noch erheblichere sein, weil der Nahrungsdotter nicht nur eine inaktive, sondern auch eine behindernde Masse ist. Durch den Nahrungsdotter wird die Aktivität des von ihm durchsetzten Protoplasma in zweierlei Weise herabgesetzt: 1) ein Teil der bewegenden Kräfte wird zur Bewältigung

der trägen Dottermasse verwandt; 2) das aktive Protoplasma wird durch Einlagerung von Dotterbestandteilen über einen größeren Raum verteilt.

In der polar ungleichen Anordnung des Nahrungsdotters ist nach der HERTWIG'schen Teilungsregel zunächst kein Grund zur Abänderung des äqualen Charakters der meridionalen Furchen gegeben, solange nämlich die Anordnung des Nahrungsdotters eine radial symmetrische ist. So sehen wir denn selbst bei Eiern von enormem Dotterreichtum, wie es die meroblastischen Eier sind, häufig die 2 meridionalen Furchen in regelmäßiger Weise auftreten. Es ist aber ganz begreiflich, daß die radiale Symmetrie nicht immer vollkommen gewahrt sein wird, und daß dann Abweichungen von der Norm auftreten werden. Selbst bei Eiern derselben Art kann es vorkommen, daß die meridionale Furchung bei einigen Eiern regelmäßig verläuft, bei anderen eine Teilung in ungleiche Stücke veranlaßt. Erheblichere Abweichungen vom Rhythmus der äqualen Furchung werden aber eintreten, wenn die Teilungsthätigkeit in das Grenzgebiet des dotterreichen und dotterarmen Abschnittes des Eies zu liegen kommt, d. h. zur Zeit der Aequatorialfurche. Verlagerung derselben nach dem animalen Pol, zeitliche Verschiebung, ja selbst gänzliche Unterdrückung der Furche müssen je nach der Struktur der Eizelle in Konsequenz der HERTWIG'schen Regel eintreten. Daß es häufig zu einer Verlagerung des Aequatorialfurche kommen muß, bedarf keiner Erläuterung. Schwieriger ist es, das verspätete Auftreten oder den gänzlichen Schwund der Aequatorialfurche zu verstehen. Hier ist zu beachten, daß die Ansammlung von Nahrungsdotter nicht nur zu einer Sonderung von protoplasma- und deutoplasmareichen Partieen des Eies führen muß, sondern auch zu einer Veränderung in der Gestalt der protoplasmareichen Partie. Je mehr das Ei durch Aufnahme von Nahrungsdotter zu einer Kugel von ansehnlichem Radius anwächst, um so mehr wird das Protoplasma zu einer dünnen horizontalen Scheibe ausgebreitet. Damit wachsen natürlich die Aussichten zu fortgesetzter vertikaler Teilung und Unterdrückung der Aequatorialfurche, was thatsächlich mit den Beobachtungen an dotterreichen Eiern übereinstimmt.

So weit sind die Verhältnisse leicht verständlich, und die hierüber von O. HERTWIG gegebenen Erläuterungen sind so einleuchtend, daß sie wohl allgemeine Billigung gefunden haben. Indessen die Einflüsse, welche unmittelbar vom Nahrungsdotter ausgehen, genügen nicht, um alle Modifikationen zu erklären, welchen der Furchungsprozeß wie auch andere Zellteilungen unterworfen sind. Wie wäre es sonst denkbar, daß dasselbe Ei, welches noch soeben bei der Eireife zwei hochgradig inäquale Teilungen in das definitive Ei und die beiden Richtungskörper erfahren hat, nun nach der Befruchtung sich äqual furcht, ohne daß in den Verhältnissen von Protoplasma und Nahrungsdotter eine beachtenswerte Veränderung eingetreten wäre? Wie wäre es ferner möglich, daß dieselben Unterschiede zwischen Reifeteilungen und Furchung bei dotterreichen Eiern ebenso wiederkehren, wie bei dotterarmen? Veränderungen des Charakters der Zellteilung müssen somit von den bei ihr unmittelbar beteiligten Faktoren ausgehen können durch Veränderung der Wechselwirkungen, welche zwischen Kern und Protoplasma bestehen.

Für den normalen Verlauf der Zellteilung ist, wie wir oben gezeigt haben, eine intensive Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma nicht nur während des Teilungsaktes selbst nötig, sondern schon in der vorausgehenden Zeit. Während derselben muß der Kern in den Mittelpunkt seiner Wirkungssphäre eingestellt werden. Zur richtigen Einstellung des Kernes bedarf es einer bestimmten Intensität der Wechselwirkung, außerdem einer gewissen Zeitdauer, daß der Kern den Weg bis zu dem ihm zukommenden Ort zurücklegen kann. Zeitdauer der Einstellung und Intensität der Wechselwirkung sind veränderlich; sie gestalten sich z. B. bei der Richtungskörperbildung ganz anders als bei der Eifurchung. Während der letzteren eine länger dauernde Aktivitätsphase vorausgeht, im Verlauf deren durch die vom Spermocentrum ausgehenden Wirkungen die normale Einstellung des Furchungskerns bewirkt wird, wandert zur Zeit der Eireife das Keimbläschen ohne Strahlung an die Oberfläche. Hier kommt es zur Bildung der Spindel, deren oberflächliche Lage durch weitere Einrichtungen bewahrt wird. Es kann geschehen, daß Reste des Keimbläschens lange erhalten bleiben und die Kernspindel von der Hauptmasse des Protoplasmas ausschließen. Ein wichtiger Faktor aber ist vor allem die geringe Entwickelung der Strahlungserscheinungen, welche uns einen Maßstab für die geringe Intensität der richtenden Wechselwirkung zwischen Kern und Protoplasma liefert. Fehlen doch häufig an den Richtungsspindeln die Centrosomen gänzlich, so daß die Strahlung entweder gar nicht oder in ganz geringfügiger Weise zur Ausbildung gelangt. Damit schwindet die letzte Möglichkeit, noch nachträglich eine centrale Einstellung der Richtungsspindel zu bewirken; und so wird durch eine Reihe von Einrichtungen, welche den typischen Verlauf der Teilung modifizieren. verhindert, daß durch Abschnürung protoplasmareicher Richtungskörper dem Ei zu viel Substanz entzogen wird.

Die rudimentäre Beschaffenheit oder der gänzliche Mangel der Centrosomen im unreifen, reifenden und reifen Ei wird gewöhnlich damit erklärt, daß das Ei seine an die Anwesenheit von Centrosomen geknüpfte Teilfähigkeit aufgeben müsse, damit die Befruchtung ermöglicht werde. Sicherlich hat die auffällige Erscheinung noch eine weitere Bedeutung für die Eireife, wie es durch die oben gegebenen Auseinandersetzungen dargethan wurde.

So hochgradige Abänderungen des Teilungsverlaufs, wie ich sie eben für die Reifeteilungen des Eies erläutert habe, kommen während des Furchungsprozesses nicht vor. Die Konstanz, mit welcher bei jeder Teilung Centrosomen auftreten, schließt es von Anfang aus, daß die Intensität der Wechselwirkung von Kern und Protoplasma erheblichen Schwankungen unterliegt. Dagegen kann man von vornherein mit Sicherheit darauf rechnen, daß der zeitliche Verlauf der Vorgänge, welche die richtige Einstellung der Teilspindel bewirken, in beträchtlicher Weise abgeändert werden kann. Jeder Kern muß von dem Ort, welchen er am Schluß der vorausgegangenen Teilung gewonnen hat, zu der Stelle, welche ihm bei der nächstfolgenden Teilung durch die Protoplasmaverteilung seiner Blastomere zugewiesen wird, eine Strecke Weges zurücklegen, deren Länge in den einzelnen Fällen sehr verschieden ausfallen wird. Die Wegstrecke wird im allgemeinen bei

dotterarmen kugeligen Eiern und Blastomeren sehr klein sein; sie wird sehr bedeutend ausfallen bei der Teilung langgestreckter Zellen oder wenn dotterreiche Blastomeren sich in einen dotterreichen und einen dotterarmen Abschnitt teilen, da die Kernspindel keine der Streckung der Zelle entsprechende Verlängerung erfährt; am ansehnlichsten wird sie sein, wenn beide Momente sich kombinieren, d. h. bei ovalen Eiern, bei denen zugleich große Mengen polar angeordneten Nahrungsdotters vorhanden sind. Wenn wir nun weiter beachten, daß durch das Dottermaterial den Verschiebungen des Kernes ein Hindernis geschaffen wird, so ist klar, daß die richtige Einstellung des Kernes in das Centrum seiner Wirkungssphäre in gleichem Maße erschwert sein muß, je dotterreicher die Eier oder Blastomeren werden und je mehr der fortschreitende Furchungsprozeß Teilstücke erzeugt, welche von der Kugelform abweichen. Notgedrungen muß sich in vielen Fällen ein Mißverhältnis entwickeln zwischen der Zeit, welche von Kernteilung zu Kernteilung verläuft, und der Zeit, welche zur Zurücklegung des Weges behufs normaler Einstellung des Kernes notwendig ist. Nun wissen wir, daß äußere Einflüsse, wie sie durch Temperaturschwankungen, chemische und mechanische Reize ausgeübt werden, sich nicht in gleicher Weise am Kern wie am Protoplasma äußern und daher für den zeitlichen Verlauf der Einstellung des Kernes und für seine Umwandlung zur Spindel in verschiedener Weise zur Geltung gelangen. Am klarsten kommt diese Erscheinung darin zum Ausdruck, daß bei Zellen, welche chemischen, thermischen oder mechanischen Einflüssen ausgesetzt gewesen sind, unter Umständen die Kernteilung noch zu stande kommt, während die Protoplasmateilung unterbleibt oder wenigstens verlangsamt wird. Wenn man dies alles berücksichtigt, so wird man nicht erwarten können, daß die HERTWIGsche Teilungsregel sich in allen Fällen mit mathematischer Genauigkeit verwirklichen wird; man wird wie bei allen Lebensvorgängen die große Variabilität der organisierten Materie berücksichtigen müssen und nicht jeden Ausnahmefall sofort als eine Widerlegung der Regel betrachten, sondern eher Veranlassung haben, nach den Ursachen zu forschen, welche die Abweichung von der Norm bedingen. Die obigen Auseinandersetzungen liefern weiterhin auch eine Erklärung, weshalb Ausnahmefälle vom allgemeinen Schema bei dotterreichen Eiern besonders häufig sind, warum der Furchungsprozeß hier mehr und mehr seines regelmäßigen Verlaufs entkleidet wird und selbst bei Eiern, welche einer und derselben Art angehören, eine große Veränderlichkeit gewinnt. Wachsender Dottergehalt der Eizelle bedingt eine zunehmende Sensibilität für die abändernde Wirkung äußerer Einflüsse.

In der allerletzten Zeit sind weitere Eigentümlichkeiten der Zellstruktur bekannt geworden, welche die Art und Weise, in welcher die HERTWIG'sche Teilungsregel zum Ausdruck kommt, modifizieren, ohne daß dieselbe hierdurch widerlegt würde. BOVERI (1902) fand am Ei von *Strongylocentrotus lividus* einen breiten Pigmentring unterhalb des Aequators in der Rindenschicht der vegetativen Eihälfte. Das Ei läßt somit eine deutliche Polarität erkennen. Die Ebene, in welcher die Kernspindel bei der ersten und zweiten Teilung eingestellt ist, liegt dicht oberhalb des Pigmentringes und wird von BOVERI die karyokinetische Ebene genannt, weil das in dieser Region befindliche Protoplasma auf die Spindel eine besondere Anziehungskraft auszuüben scheint. Denn wenn man das Ei senkrecht zur Eiachse oder unter einem Winkel zu ihr preßt und dadurch die Protoplasmaanordnung abändert, rückt die Kernspindel aus der karyokinetischen Ebene erst dann heraus, wenn die Veränderung sehr hochgradig geworden ist, und auch dann nicht in dem Maße, als man es nach der Veränderung der Protoplasmaanordnung erwarten sollte. Ein zweiter

hier in Betracht kommender Fall ist das Ei von *Polystomum integerrimum*. Hier konnte GOLDSCHMIDT (1902) ungleiche Größe der Centrosomen an der ersten Furchungsspindel nachweisen. Da somit ungleiche Kraftcentren geschaffen waren, wurde auch die Teilung inäqual: dem größeren Centrosoma entsprach eine größere Furchungskugel.

Unsere bisherigen Darlegungen haben uns dahin geführt, den Furchungsprozeß als eine Succession aufeinander folgender Zellteilungen aufzufassen, von denen eine jede in ihrem Charakter durch die Konstellation von Kern, Protoplasma und Nahrungsdotter bestimmt wird, wie sie sich aus dem Ablauf der vorangegangenen Teilung ergeben hat. Da nun der gesamte Entwickelungsverlauf eines Organismus sich in eine Summe derartiger Zellteilungen, von denen eine jede mit Notwendigkeit sich aus der vorhergehenden ergiebt und die nächstfolgende bestimmt, auflösen läßt, so muß sich selbstverständlich unter normalen Verhältnissen stets derselbe gesetzmäßige Zusammenhang zwischen den ersten Teilungen und dem späteren Aufbau des Embryo ergeben, d. h. es müssen die Eiachsen und die Furchungsebenen in einem bestimmten Lageverhältnis zu den Körperachsen und Symmetrieebenen des Embryo stehen. Es hat sich z. B. für viele Fälle herausgestellt, daß die erste Teilungsebene ungefähr mit der Sagittalebene des Embryo zusammenfällt und somit das Material für die linke und rechte Hälfte des Embryo sondert, während durch die zweite Teilung das Vorn und das Hinten, oder vielleicht auch das Dorsal und Ventral voneinander getrennt werden.

In der Neuzeit hat man versucht, dieser Uebereinstimmung in der Orientierung des Eies und des aus ihm hervorgehenden Embryo eine tiefere Bedeutung beizumessen. Durch den Furchungsprozeß werde das Ei nicht nur in Teilstücke zerlegt, welche später verschiedenartigen Organen Entstehung geben; vielmehr seien diese Teilstücke selbst schon qualitativ verschieden, in ähnlicher Weise voneinander verschieden, wie die Organe und Organgruppen, welche aus ihnen hervorgehen; und so werde die spätere Verschiedenartigkeit der Organe der Anlage nach vorbereitet durch eine Verschiedenartigkeit in den einzelnen Teilen des Eies, mindestens in den einzelnen Furchungskugeln. Demgemäß würde der Embryo im Ei präformiert sein, wenn auch nicht aktuell, wie die Vertreter der Präformations- oder Evolutionstheorie des 17. und 18. Jahrhunderts, SWAMMERDAM, SPALLANZANI, ALBRECHT V. HALLER, es annahmen, so doch der Anlage nach. Man kann daher von einer neo-evolutionistischen Schule reden.

Ihren Ausgangspunkt nahm die neo-evolutionistische Lehre von dem von HIS stammenden „Prinzip der organbildenden Keimbezirke“ (A. L. I, 1874). Dasselbe wurde zunächst für die Keimscheibe des Hühnchens aufgestellt und besagt, „daß die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält und umgekehrt ein jeder Keimscheibenpunkt sich in einem späteren Organ wiederfindet“, daß „jedes aus der Keimscheibe hervorgehende Organ in irgend einem räumlich bestimmbaren Bezirk der flachen Scheibe seine vorgebildete Anlage hat“. HIS, welcher unter Keimscheibe hier den in Furchungskugeln zerlegten Keim versteht, fügt weiter hinzu: „Ja, wenn wir konsequent sein wollen, haben wir diese Bestimmung auch auf das eben befruchtete, und selbst auf das unbefruchtete Ei auszudehnen“.

In der Neuzeit hat sich His (1901) gegen die Interpretation seiner Lehre als einer evolutionistischen durch O. Hertwig verwahrt, speciell gegen folgenden Satz: „His denkt sich also im Ei den Embryo gewissermaßen auch schon räumlich präformiert, nur mit dem Unterschied, daß er Materialteilchen im Ei annimmt an den Orten, wo nach der älteren Auffassung die Organe in verkleinertem und unsichtbarem Zustande liegen sollen.“ Dieser Darstellung seiner Ansichten gegenüber beruft sich His darauf, daß er in allen seinen Schriften „die Entwickelung als einen organischen ablaufenden Prozeß ansehe, bei dem jeder einzelne Teilvorgang mit allen übrigen Vorgängen in gegenseitigem Wechselverhältnis stehe“. Ich kann nicht finden, daß dieser Satz die Auffassung ausschließt, welche O. Hertwig und andere Forscher His zugeschrieben haben. Denn es wäre ganz gut denkbar, daß bei der Entwickelung zwei Prozesse ineinander greifen und sich wechselseitig einschränken, die Selbstentwickelung der einzelnen Teile und ihre Bestimmung durch benachbarte Teile, wie ja auch im postembryonalen Leben die hohe Differenzierung und Eigentätigkeit der Organe eine Korrelation derselben mit anderen Organen nicht ausschließt.

Indem ich selbstverständlich His einräume, daß er am kompetentesten ist, seine Anschauungen zu interpretieren, so muß ich andererseits hervorheben, daß seine Ausdrucksweise keine glücklich gewählte war, daß ein unbefangener Leser sie nur in der Weise, wie O. Hertwig es gethan hat und es auch von mir geschehen ist, interpretieren kann. Die Annahme „vorgebildeter Anlagen“, von denen „eine jede ihrem besonderen Gesetze gemäß wächst“, die Zerlegung des „eben befruchteten Keimes in eine Anzahl organbildender Keimbezirke“, wobei „innerhalb eines jeden dieser Bezirke den Teilen eine Wachstumserregung innewohnt, die sie bei ihrer Ablösung vom Gesamtkeime mit sich nehmen“, die Ansicht, daß im „Ei eine specifische Verteilung der Wachstumserregbarkeit“ vorhanden ist, scheinen auch mir imgroßen und ganzen auf die Anschauungen hinauszulaufen, welche Roux in seiner „Mosaiktheorie“ zum Ausdruck gebracht hat.

Die His'sche Lehre hat durch Roux (1888, 1892, 1893 etc.) eine Fortbildung und Umgestaltung erfahren, welche den neueren Errungenschaften auf dem Gebiet der Zellenlehre Rechnung trägt. Die Präformation sei in den Kernen enthalten, deren Einfluß auf das umgebende Protoplasma die Verschiedenartigkeit der einzelnen Organanlagen bedinge. Da nun zunächst in der befruchteten Eizelle nur ein Kern vorhanden ist, so muß bei den successiven Kernteilungen sich allmählich eine Sonderung der in ihm enthaltenen Anlagen vollziehen. Die Kernteilungen des Furchungsprozesses sind „erbungleich“. Die beiden Tochterkerne eines Mutterkerns enthalten die Eigenschaften desselben ungleich verteilt und sind daher untereinander verschieden. Gewöhnlich wird durch die erste Furche das Material für die linke und rechte Seite gesondert; die Ebene der ersten Meridionalfurche ist daher identisch mit der späteren Symmetrieebene des Körpers. Dementsprechend sind auch die beiden ersten Furchungskugeln, resp. ihre Kerne verschieden. Die einen Teile enthalten die Umbildungsfähigkeit zu linksseitigem, die anderen zu rechtsseitigem Material. In gleicher Weise sondert die zweite Ebene das Vorn und Hinten, das Kopf- und Schwanzende des Embryo. Nur ausnahmsweise komme es vor, daß die die Sagittalebene bildende Furche erst an zweiter Stelle entstehe; das sei dann ein „Anachronismus“ der Furchen, welcher dadurch hervorgerufen sei, daß die den zweiten Teilungsakt auslösenden

Kräfte ausnahmsweise einmal eher in Thätigkeit treten als die Kräfte für die erste Teilung. Für die Auslösung dieser Kräfte ist die Anordnung des Protoplasma und des Nahrungsdotters maßgebend; sie übt einen richtenden Einfluß auf die Lage der Furchungsspindel aus, so daß auch Protoplasma und Nahrungsdotter für die spätere Orientierung des Embryo von Wichtigkeit sind. Jede der 4 durch die 2 ersten Furchen gebildeten Furchungskugeln enthält somit das Material für einen ganz bestimmten Körperquadranten und unterscheidet sich von den 3 anderen; und nicht nur das Bildungsmaterial zu einem ganz bestimmten Stück des Embryo enthält sie, sondern auch die hierzu nötigen „differenzierenden und gestaltenden Kräfte“; d. h. sie besitzt in ihrer Entwickelung einen erheblichen Grad von Unabhängigkeit vom Ganzen, sie ist zu „selbständiger Differenzierung“ befähigt. Da nun auch den späteren Furchungskugeln ein hohes Maß von Selbstdifferenzierungsfähigkeit zukommt, gleicht der Keim einem „Mosaik“ verschiedenartiger embryonaler Bausteine. „Die Entwickelung ist Mosaikarbeit“ (Roux).

Nun wissen wir, daß die Eigenschaften des Kindes die Resultante der Eigenschaften von Vater und Mutter sind. Die Ursachen für den Verlauf des Furchungsprozesses, welcher ein Mosaik verschiedenartiger Zellen erzeugt, können somit nicht einseitig in der Beschaffenheit der Eizelle begründet sein, sondern müssen ebenso sehr auf Rechnung des Spermatozoon gebracht werden. So wird es begreiflich, warum Roux so großen Wert darauf legen muß, daß die Lage der ersten Furchungsebene und damit auch die Lage aller folgenden nicht ausschließlich von der Beschaffenheit der Eizelle abhängt, sondern auch von dem Einfluß des eindringenden Spermatozoon. Wir haben schon früher gesehen, daß Roux sich mit Bestimmtheit dagegen ausgesprochen hat, daß die bilaterale Symmetrie des Embryonalkörpers schon vor der Befruchtung festgelegt sei. Vielmehr soll dies erst beim Eindringen des Spermatozoon geschehen, indem die Symmetrieebene durch eine Ebene bestimmt werde, welche zugleich durch den Mittelpunkt des Eies und die Kopulationsbahn des Spermatozoon verlaufe.

Die evolutionistische Auffassungsweise der Entwickelungsgeschichte, welche zahlreiche Verteidiger gefunden hat. wurde auf das lebhafteste von O. Hertwig (1892, 1892, 1893, A. L. I 1898) und Driesch (1892, 1895, 1901) bekämpft, bis zu einem gewissen Grad kann auch Pflüger (1883) als ihr Gegner angesehen werden. Nach der Ansicht Pflüger's ist das Ei anfänglich „isotrop“, d. h. es besteht aus Teilen, die untereinander gleichartig sind, so daß jeder Teil für jedes spätere Organ benutzt werden kann. Während nun Pflüger annimmt, daß die Isotropie des Eies unter dem Einfluß der Schwerkraft schwindet und einer zur Organbildung führenden Differenzierung der Teile Platz macht, läßt Hertwig die Isotropie während des Furchungsprozesses fortbestehen und erst als Endresultat des Entwickelungsprozesses die Verschiedenartigkeit der Organe auftreten. Auch Driesch nimmt eine, wenn auch nicht komplete Isotropie an. Beide nähern sich in dieser Hinsicht der Theorie K. F. Wolff's und können den „Neo-Evolutionisten“ als „Neo-Epigenetiker“ gegenübergestellt werden.

Nach der neuen Lehre von der Epigenesis hat der Furchungsprozeß nur die Aufgabe, den einheitlichen Lebensherd des Eies in viele kleine Lebensherde abzuteilen. Diese können

vermöge verschiedenen Dotterreichtums, Pigmentgehalts etc. verschieden aussehen; sie liefern im Lauf der Entwickelung thatsächlich auch verschiedenerlei Organe, sie haben „verschiedene prospektive Bedeutung"; gleichwohl haben sie „gleiche prospektive Potenz" (Driesch) oder gleiches „entwickelungsmechanisches Vermögen" (Roux); d. h. in Bezug auf die Möglichkeit Organe zu bilden sind sie untereinander gleich oder „äquipotent". Das ganze Ei ist ein „äquipotentielles System".

Während die Evolutionisten eine „erbungleiche Teilung" postulieren, muß jede Teilung nach der Lehre der Epigenesis „erbgleich" sein. Das Ei besitzt ein bestimmtes Quantum von „Idioplasma", einer Substanz, welche potentiell die Eigenschaften des Organismus enthält abzüglich der Modifikationen, welche durch äußere, während der Entwickelung wirkende Einflüsse hervorgerufen werden. Dieses Idioplasma nimmt während der Furchung zu, wird aber während jeder Teilung gleichmäßig geteilt, so daß jede Zelle in der Beschaffenheit ihres Idioplasma der den Ausgangspunkt bildenden Eizelle gleicht. Daß trotz ihres äquipotentiellen Charakters die Zellen verschiedenerlei Organe liefern, daß gewisse Zellgruppen sich zur Haut, andere zu Muskeln, Nerven, Bindegewebe umwandeln, ist O. Hertwig zufolge vornehmlich eine Konsequenz ihrer verschiedenen Lagerung im Ganzen. Zu dieser „räumlichen Determination" geselle sich eine zeitliche, die darin zum Ausdruck komme, daß die verschiedenen Zellgruppen „eine verschiedene Geschichte erhalten", daß früher durchlaufene Zustände des Wachstumsprozesses in ihnen nachwirken. Und so wird der besondere Charakter der Gewebszellen nicht durch Entwickelung besonderer, sie von den Nachbarzellen unterscheidender Eigentümlichkeiten, durch „Selbstdifferenzierung" gewonnen, sondern ist eine Folge „abhängiger Differenzierung"; er wird hervorgerufen durch die Wechselwirkung, welche zwischen dem einzelnen Zellherd und dem Zellmaterial des gesamten Organismus besteht. Die Kontinuität der Entwickelung bringt es naturgemäß mit sich, daß „jede ältere Zellgruppe sich auf eine vorausgegangene jüngere Gruppe und so schließlich bestimmte Körperteile auf bestimmte Furchungszellen zurückführen lassen" (O. Hertwig) und daß demgemäß auch gewisse Hauptebenen des Körpers (Sagittalebene, Frontalebene etc.) im großen und ganzen mit gewissen primären Furchungsebenen korrespondieren. Aber diese Beziehungen bestimmter Körperteile zu bestimmten Furchungszellen, bestimmter Hauptebenen zu bestimmten Furchungsebenen sind nur so lange vorhanden, als die Entwickelung unter gleichen Bedingungen verläuft; sie ergeben sich nicht mit innerer Notwendigkeit aus dem Charakter der Furchungszellen und können daher modifiziert werden, wenn man in den Verlauf der Entwickelung abändernd eingreift.

Ich habe hier die beiden Auffassungen der Entwickelung der Tiere in ihren extremen Vertretern einander gegenübergestellt. Selbstverständlich sind vermittelnde Stellungnahmen möglich: daß die Blastomeren zunächst äquipotent sind und sich infolge „abhängiger Differenzierung" entwickeln, daß sie später verschiedenartig werden und die Fähigkeit zur Selbstdifferenzierung gewinnen, daß dieser Uebergang von abhängiger zu selbständiger Differenzierung in der Entwickelung der einzelnen Tierarten sich auf verschiedenen Stadien vollziehen kann. Zu den Forschern, welche in dieser Weise eine extreme Stellungnahme vermeiden, gehört Wilson, in gewisser Hinsicht auch Rabl (1899). Letzterer hat für das ver-

schiedene Verhalten der Eizellen eine eigentümliche Erklärung gegeben, welche ihn schließlich doch als einen entschiedenen Anhänger der evolutionistischen Lehre charakterisiert. Die Eizellen der verschiedenen Tiere sollen ihrem Differenzierungsgrad nach nicht vergleichbar sein. Bei vielen Tieren soll das Ei eine relativ geringe Zahl von Teilungen erleiden, ehe es zur Organbildung kommt; bei diesen seien schon die ersten Blastomeren ungleichwertig. Bei anderen Tieren wiederum sei die Zahl der Teilungen bis zum Zeitpunkt der organologischen Differenzierung eine sehr große; darum werde noch einige Zeit nach der Befruchtung während der ersten Furchungsstadien der indifferente Charakter der Blastomeren beibehalten, bis auf einem vorgerückten Stadium der Teilung ein Grad der Differenzierung erreicht wird, welcher bei Eiern der ersten Kategorie gleich von Anfang an vorhanden ist.

Um die erörterten Streitfragen zu klären, wurden von den Vertretern der verschiedenen Richtungen Beobachtungen gesammelt und Experimente angestellt. Durch genaueste Beobachtung mußte zunächst die Vorfrage entschieden werden, ob in der That unter normalen Verhältnissen ein gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen Orientierung der Furchungsebenen, Eintrittsstelle des Spermazoon und Lage der Symmetrieebenen des tierischen Körpers besteht. Eine Uebereinstimmung in den Resultaten ist hierbei nicht erzielt worden, wie wir zum Teil bei Besprechung der Befruchtungsvorgänge bei *Amphibien* schon gesehen haben, zum Teil bei der Darstellung der Eifurchung noch kernen lernen werden. Ebensowenig haben auch die Experimente vermocht, die Gegensätze der Anschauungen auszugleichen.

Die Experimentatoren haben vier verschiedene Wege eingeschlagen.

1) Pflüger, Born, O. Hertwig, Driesch, Roux, O. Schultze u. a. haben versucht, die Formen der Furchung abzuändern. Dies kann geschehen, indem man den Teilungsmechanismus durch chemische und thermische Einflüsse verändert oder durch Druck die Gestalt des Eies und damit auch die Verteilung von Kern und Protoplasma modifiziert. Bei dotterreichen Eiern kann man außerdem noch das verschiedene specifische Gewicht von Bildungs- und Nahrungsdotter ausnutzen und Störungen herbeiführen, indem man die Schwerkraft in abnormer Weise auf die Anordnung der Eibestandteile wirken läßt, sei es in übermäßiger Weise durch Verwendung der Centrifugalkraft (Hertwig), sei es in einer abnormen, von der Natur nicht vorgesehenen Richtung (Pflüger u. a.). Man kann in dieser Weise die Aufeinanderfolge der Furchen vollkommen verändern, gewisse Furchen, z. B. die Aequatorialfurche bei Eiern, denen sie im gewöhnlichen Verlauf zukommt, gänzlich unterdrücken, in anderen Fällen, wo sie normalerweise fehlen, sie hervorrufen. Es ist ganz erstaunlich, zu sehen, wie hochgradig abgeändert eine Blastula sein und trotzdem einen normalen Embryo liefern kann, obwohl dabei mehr oder minder ansehnliche Teile des Eimaterials eine ganz andere Verwendung finden müssen, als es bei normalem Verlauf der Entwickelung der Fall gewesen wäre. Alles das spricht zunächst zu Gunsten der Epigenesistheorie und läßt sich mit der Theorie der Evolution nur vereinbaren, wenn man komplizierte Hilfshypothesen, auf die ich sogleich noch zu sprechen komme, einführt.

2) Ein zweiter Weg, den die Experimentatoren eingeschlagen haben, besteht darin, daß man einzelne Blastomeren sich getrennt von den übrigen entwickeln läßt und verfolgt, was aus ihnen wird. Isolierte Aufzucht der Blastomeren kann man erzielen, wenn man einen Keim auf den Zwei-, Vier-, Acht- u. s. w. Zellenstadium in seine Komponenten auflöst oder einen Teil derselben durch Abtöten aus der Entwickelung ausschaltet. Sind alle Blastomeren äquipotentiell und somit eine jede für sich in ihrer Konstitution dem Ei vergleichbar, so müssen sie bei isolierter Aufzucht ein vollkommenes, wenn auch an Masse kleineres Tier liefern, sofern nur das zur Entwickelung nötige Minimum an Material vorhanden ist. Sind dagegen die Furchungskugeln untereinander verschieden und demgemäß eine jede nur befähigt, einen bestimmten Teil der Organisation zu bilden, so müssen sie auch im isolierten Zustand immer nur den betreffenden Teil des Tieres erzeugen können. Nach beendigter erster Furche müßte eine Blastomere nicht einen ganzen Embryo von halber Größe, einen „Hemiholoblasten" (Roux), sondern die der Blastomere jedesmal entsprechende Hälfte des Embryo, diese aber von normaler Größe, einen „Hemiembryo", erzeugen. Eine auf dem Stadium der Vierteilung isolierte Blastomere dürfte in entsprechender Weise nur den Quadranten eines Tieres bilden.

In den Fällen, in welchen es in der That gelang, die Blastomeren vollkommen zu trennen, sind die Experimentatoren je nach den zur Untersuchung gewählten Objekten zu verschiedenen Resultaten gekommen. Die ältesten in dieser Richtung angestellten Experimente stammen von Chabry (1887), welcher durch Anstich einzelner Blastomeren von sich furchenden Ascidieneiern Larven mit lokalisierten Defekten erzielte; sie sind so vieldeutig, daß sie sowohl von Evolutionisten wie Epigenetikern als Beweismittel für ihre Ansichten herangezogen werden. Das Gleiche gilt von den Experimenten an Froscheiern, auf die wir in der Folge noch zurückkommen werden. Die präciseren, an anderen Objekten gewonnenen Resultate haben zu Widersprüchen geführt. Furchungskugeln von *Amphioxus*, welche Wilson (1893) auf dem Stadium der Zwei- und Vierteilung isolierte, teilten sich in demselben Rhythmus wie ganze befruchtete Eier und lieferten entsprechend kleinere, im übrigen aber normale Gastrulae; Blastomeren, auf dem Stadium der Zweiteilung isoliert, entwickelten sich sogar zu jungen Larven. Isolierte Blastomeren verhielten sich demnach von Anfang an wie Eier, welche eine Einbuße an Substanz erlitten hatten. Dasselbe gilt nach Zoja und Maas für die Eier verschiedener *Medusen*. — Für die Eier von *Seeigeln* fand Driesch, daß isolierte Blastomeren sich zunächst weiter furchten, als ob sie noch Teile des alten Ganzen seien. Eine auf dem Stadium der Zweiteilung getrennte Blastomere lieferte die entsprechende Hälfte einer Blastula von gewöhnlicher Größe, die sich aber allmählich zu einer normal gebauten, um die Hälfte kleineren Blastula schloß, aus welcher weiter eine Zwerggastrula und schließlich ein Zwergpluteus hervorging. Wir haben hier also zunächst eine Teilbildung, einen „Hemiembryo", später eine Ganzbildung von halber Größe, einen „Hemiholoblasten". — Einen dritten Fall bilden die Eier von *Ctenophoren* (Chun, Fischel, Driesch, Morgan). Isolierte Blastomeren teilen sich hier in derselben Weise weiter, als ob sie nach wie vor Teile des Ganzen wären, und liefern auch später Teilbildungen.

Je nachdem die Isolation auf dem Stadium der Zwei- oder Vierteilung vorgenommen worden war, entstand die Hälfte oder ein Viertel einer Ctenophore, ein Tier, welches von den 8 Ruderreihen nur 4 oder nur 2 besaß, wenn auch der Magen sich zu einem Rohre schloß, anstatt auf dem Stadium der Teilbildung zu verharren. Die Bildung der Ruderplättchen unterblieb, wenn man die unter normalen Verhältnissen sie erzeugenden Mikromeren entfernte. Streng lokalisierte Defekte erzielte in analoger Weise CONKLIN bei einer Schnecke *Ilyanassa*. Bei derselben unterblieb die Bildung des Mesenchyms, wenn nach der Vierteilung die dotterreichste der 4 Blastomeren abgetötet oder auch nur der Dotterlappen derselben entfernt wurde.

Der verschiedene Verlauf der Experimente ist Ursache geworden, daß viele Forscher, wie schon hervorgehoben wurde, zwischen der Epigenesis- und Evolutionstheorie eine vermittelnde Stellung eingenommen haben. Die Hauptvertreter der beiden einander gegenüberstehenden Theorieen haben dagegen versucht, die ihrer Ansicht scheinbar widersprechenden Experimente durch geeignete Interpretation derselben mit der Theorie in Uebereinstimmung zu bringen.

ROUX, welcher sich am meisten bemüht hat, die Resultate experimenteller Forschung zur Begründung der Evolutionstheorie auszunutzen, schuf zu dem Zweck die Hilfshypothesen der Postgeneration und der korrelativen Anpassung der Furchungskugeln. Das typische Verhalten sei in den Furchungszellen der *Ctenophoren* gegeben, bei *Amphioxus* und den *Echinodermen* werde das typische Verhalten in verschiedenem Grade durch das Hinzutreten der Postgeneration verdeckt. Wie alle Organismen im entwickelten Zustand, wenn auch in sehr verschiedenem Grade, die Fähigkeit haben, verloren gegangene Teile zu regenerieren, so kann auch das Ei erlittene Verluste ersetzen. Was bei Entfernung von Blastomeren verloren wird, sind keine Organe, sondern nur die Anlagen zu solchen. Hierin sei ein Unterschied zu den gewöhnlichen Regenerationsvorgängen gegeben, welcher eine besondere Namengebung erfordert. ROUX spricht daher von „Postgeneration“, er unterscheidet zwei Arten von Postgenerationen: im einen Fall kommt es zu einer Neubildung von Zellmaterial durch Proliferation der an den Defekt angrenzenden Zellen, hier wird der Verlust wie bei den gewöhnlichen Regenerationsvorgängen entwickelter Tiere gedeckt; im anderen Falle wird das vorhandene Zellmaterial unmitttelbar durch Umdifferenzierung verwandt, so daß nicht nur die an den Wundrand angrenzenden Zellen, sondern auch weit davon entfernte Zellen zur Bildung neuer Teile verwendet, also entsprechend umdifferenziert und umgeordnet werden. Die letztere Form der Postgeneration beginnt beim Amphioxus sehr früh, indem schon beim ersten Teilungsakt die Blastomere sich zu einem Ganzen umformt. Beim Seeigelei beginnt sie später auf dem Blastulastadium. Mit Recht hat DRIESCH ROUX gegenüber hervorgehoben, wie gänzlich unhaltbar der Begriff „Postgeneration durch Umdifferenzierung“ speciell in seiner Anwendung auf die vorliegenden Fälle sei. Denn wenn wir auch den Amphioxus außer acht lassen, bei welchem der Begriff Postgeneration auch in seiner dehnbarsten Fassung nicht anwendbar ist, so ist zu beachten, daß bei der Umgruppierung der Halbblastula eines Seeigels zu einer Ganzblastula von halber Größe eine jede einzelne Zelle die ihr durch den Anfangsverlauf der Furchung übertragene Bedeutung für die Organ-

bildung des zukünftigen Organismus verändert; es fehlt der von Roux der Theorie zuliebe gemachte Unterschied zwischen Altem und Neuem, zwischen postgenerierendem und postgeneriertem Material.

Um die Lehre von der Evolution und Postgeneration mit den herrschenden Anschauungen über Vererbung im Einklang zu bringen, ist Roux genötigt, in jeder Zelle zweierlei „Idioplasma“ anzunehmen, ein Hauptidioplasma, welches bei direkter Entwickelung den Charakter der Zelle bestimmt und sich vom Idioplasma des befruchteten Eies dadurch unterscheidet, daß es nur bestimmte Qualitäten desselben bewahrt hat, und ein Reserveidioplasma für die Fälle der Postgeneration. Dieses Reserveidioplasma soll alle Qualitäten des Eiidioplasma noch besitzen und die Zelle zur Postgeneration befähigen; es ist für gewöhnlich unthätig und muß jedesmal „aktiviert“ werden. Momente zu einer derartigen Aktivierung sind: 1) eingetretene Defekte, 2) Störungen der Zellanordnung. Die Wirkungsweise eingetretener Defekte haben wir schon besprochen. Das zweite Moment (Störung der Zellanordnung) kommt nicht nur bei experimentellen Veränderungen, sondern auch im Laufe von normalem Geschehen vor. Die erste Furchungsebene soll das Material von linker und rechter Körperhälfte trennen. Der weitere Furchungsverlauf (besonders die Bildung von Brechungsfurchen) bedingt aber häufig Verschiebungen des Zellmaterials, so daß Abkömmlinge der rechten Blastomere auf die linke, der linken auf die rechte Seite zu liegen kommen. Diese verlagerten Zellen können sich nicht durch Selbstdifferenzierung entwickeln, sondern müssen „abhängiger“ Differenzierung unterliegen. Ihnen muß ein neuer Charakter durch Beeinflussung von seiten ihrer Umgebung unter Aktivierung von Teilen des Reserveidioplasma aufgeprägt werden.

Ungleich einfacher und naturgemäßer erscheint die einheitliche Erklärung der verschiedenartigen Versuchsresultate im Licht der Epigenesistheorie. Dieselbe nimmt an, daß die Furchungszellen gleiche prospektive Potenz besitzen und in ihrem Charakter nur durch die relative Lagerung im Ganzen und auf späteren Stadien durch die Nachwirkung vorausgegangener Lageverschiebungen bestimmt werden. Die Lagerung im Ganzen wird durch den Verlauf des Furchungsprozesses bedingt, welcher seinerseits wieder eine notwendige Folge der Verteilung und Wechselwirkung von Kern und Protoplasma ist. Eine auf dem Zweizellenstadium isolierte Blastomere besitzt zwar die Fähigkeit (das Idioplasma), einen ganzen Organismus aus sich heraus zu erzeugen („Totipotenz“), dagegen im Moment der Isolierung die Anordnung der Zellteile, welche nötig ist, um die für die Hälfte eines Organismus bestimmte Gruppierung des Zellmaterials hervorzurufen. Was nun thatsächlich aus der Blastomere werden wird, hängt ausschließlich von der Stabilität des Zellgefüges ab. Hier sind zwei Extreme möglich: 1) Das Zellgefüge ist äußerst labil und fügt sich sofort den durch die Isolation gegebenen neuen Raumbedingungen. Die Blastomere gleicht ihre Form zur Form der Mutterzelle des Eies aus und verhält sich daher im weiteren Verlauf wie ein auf die Hälfte verkleinertes Ei: *Amphioxus*. 2) Das Zellgefüge ist starr und behält die durch die Anwesenheit des Partners bedingte Anordnung der Teile auch nach Verlust desselben dauernd bei. Die Zelle furcht sich dann weiter, als ob der Partner noch vorhanden

wäre, und liefert nur den Teil eines Organismus: *Ctenophoren*. 3) Dazwischen ergeben sich alle nur denkbaren Uebergänge; ein solcher Uebergang wird durch das *Seeigelei* repräsentiert. Ich habe absichtlich von starrem und labilem Zellgefüge, nicht von starrer und labiler Protoplasma- und Kernanordnung gesprochen. Denn die Beständigkeit der Zellstruktur braucht nicht von den beiden genannten Zellteilen abzuhängen. Es ist wohl zweifellos, daß die Starrheit des Ctenophoreneies von der Zähflüssigkeit des Dotters bestimmt wird, also einem Moment, welches für den Charakter der Zelle ganz nebensächlich ist, äußerst wichtig aber für ihre Gestalt und dadurch auch für ihre Entwickelungsmöglichkeit. Damit stimmt auch, was wir durch die Beobachtung über die Konsistenz des Eidotters der Ctenophoren wissen, welche es mit sich bringt, daß die Anordnung des Protoplasma und die Lage der Kernspindel in den Furchungskugeln durch Ablösung derselben aus dem Zellverband nicht abgeändert wird (Ziegler 1895). Ferner stimmt damit, daß die Furchungskugeln sich auch unter gewöhnlichen Verhältnissen in ganz lockerem Zusammenhange entwickeln; endlich stimmt damit ein interessantes, von Driesch und Morgan (1895) gemachtes Experiment. Die beiden Forscher schnitten aus befruchteten, aber noch nicht geteilten Eiern Stücke heraus und ließen dieselben sich weiter entwickeln; dabei stellten sie fest, daß an den Larven Defekte auftraten, ähnlich denen, welche man durch Ablösen einer oder mehrerer Blastomeren erzielt. Bei diesem Experiment bleibt das Protoplasma der nicht verletzten Seite in der Anordnung erhalten, welche ihm von Hause aus zukommt. Da diese Anordnung im wesentlichen die gleiche ist, welche bei normaler Entwickelung des unverletzten Eies das Protoplasma der Blastomeren zeigt abzüglich der Blastomeren, welche dem erzeugten Defekt entsprechen, so muß sich das Ei, obwohl es einen dem gesamten Keim entsprechenden Kern besitzt, wie eine $^3/_4$, $^1/_2$ oder $^1/_4$ Bildung entwickeln, je nach der Größe des ausgeschnittenen Stückes.

Die Beschaffenheit des Protoplasmagefüges wird nicht auf allen Stadien des Furchungsprozesses die gleiche sein, sondern sich in gleichem Maße ändern, als der Furchungsprozeß fortschreitet (Driesch). Je mehr Furchungskugeln gebildet sind, um so mehr verschiebt sich das Mengenverhältnis des dichten Rindenprotoplasmas zur weichen Marksubstanz, und zwar zu Ungunsten der letzteren. Daher ist von vornherein zu erwarten, daß allmählich die Fähigkeit der Blastomeren, im isolierten Zustand sich zu einer Ganzbildung umzuformen, eine geringere werden wird, was mit den Erfahrungen auch übereinstimmt.

Die Thatsache, daß die Anordnung des Dottermaterials auf die Entwickelung des Eies einen sehr bedeutungsvollen Einfluß ausübt, hat auch Roux nicht in Abrede stellen können. „Die in den letzten Jahren entdeckten neuen Thatsachen“, sagt er 1895 (Nachwort zu den gesammelten Abhandlungen), „haben uns also darauf hingewiesen, daß dem Dotter der ersten Furchungszellen ein wesentlich größerer Anteil an der Bestimmung mancher wichtiger Gestaltverhältnisse der Ontogenese zukommt, als wir früher anzunehmen Veranlassung hatten.“ Daraus darf aber nicht gefolgert werden, daß der Dotter das allein die Entwickelung Bestimmende, und zwar nicht bloß das „Auslösende“, sondern auch das die „Detailausführung Bewirkende“ sei. Roux ist daher nach wie vor geneigt, das Bestimmende nur im Kerne zu sehen und dem Protoplasma nur „auslösende“ Bedeutung zuzuerkennen.

Wenn man die Protoplasmastruktur heranzieht um die verschiedene Umbildungsfähigkeit isolierter Blastomeren zu Ganz- oder Teilbildungen zu erklären, so kann man an verschiedenerlei Verhältnisse denken. Im Vorhergehenden habe ich nur gröbere Protoplasmastrukturen im Auge gehabt: Festigkeit des protoplasmatischen Gefüges, Gruppierung und Zähigkeit des Nahrungsdotters etc. Eine ähnliche Auffassung hat offenbar Boveri (1901), wenn er die Furchungsweise isolierter Blastomeren davon abhängig macht, ob eine dem Zustand im ganzen Ei entsprechende Schichtung wiederhergestellt wird oder nicht. Er geht aber einen Schritt weiter und hält es für wahrscheinlich, daß das Plasma der Furchungszellen allmählich verschiedene Potenz gewinnt, wodurch den isolierten Blastomeren eine Regulation zum Ganzen entweder unmöglich gemacht oder erschwert wird. Wenn bei den *Ctenophoren* kein isolierter Teil des Plasma das Ganze zu vertreten vermöge, so erblickt Boveri (1902) den Grund hierfür in einer hoch differenzierten Eistruktur. Driesch (1899, 1900) sucht den Grund der verschiedenen Regulationsfähigkeit der Blastomeren in der Molekularstruktur: das Eiplasma besitzt eine polar-bilaterale Orientierung seiner Teilchen. Bleibt diese Anordnung im Raum in den Blastomeren erhalten, so furchen sich letztere wie Teile eines Ganzen. Umordnung nach Art eines ungeteilten Eies führt zu Ganzfurchung.

Wir haben bei den bisherigen Darstellungen vorausgesetzt, daß die zur isolierten Aufzucht verwandten Blastomeren vollkommen voneinander getrennt wurden. Selbstverständlich werden sich auch Fälle ergeben, in denen der Zusammenhang nicht aufgehoben, sondern nur gelockert ist. Dann können Zwei- und Dreifachbildungen entstehen, deren Entwickelungsweise ebenfalls für die Klärung der hier erörterten Fragen manche Aufschlüsse geliefert hat.

3) Wir wenden uns zu einer dritten Gruppe von Experimenten. Bei denselben wird die Integrität des Keimes gewahrt, doch wird durch geschickte Verwendung des Druckes das Lageverhältnis der Blastomeren im Keim verändert. Driesch[1]) preßte einen Seeigelkeim, so daß sämtliche Blastomeren auf dem 8-Zellenstadium in eine Ebene zu liegen kamen; er trug Sorge, daß sie, wenn sie beim Nachlassen des Druckes wieder sich in 2 Schichten übereinander stellten, eine Rückverlagerung an die den einzelnen Blastomeren zukommende Stelle wenigstens für einen Teil unterblieb und so für diesen Teil ein Austausch eintrat, wie wenn man Billardkugeln durcheinander schüttelt. Gleichwohl entstand ein normaler Pluteus, indem, um es allgemein auszudrücken, die Blastomere a mit der Stelle zugleich auch die organbildende Thätigkeit von b übernahm u. s. w. Bei der Meduse *Aegineta flavescens* erzielte Maas (1901) noch weitergehende Verlagerungen, als es Driesch bei Seeigeln geglückt war. In einem Falle wurden die Furchungskugeln auf dem 12-zelligen Stadium zu einer einzigen

1) Nach einer Notiz Boveri's (1902, p. 84 Anm.) scheint Driesch neuerdings das Experiment wiederholt und zu anderen Resultaten gekommen zu sein. Boveri selbst hat „aus verlagerten Blastomerenhaufen, falls die eingetretenen Verschiebungen nicht, wie es oft geschieht, rückgängig gemacht wurden, keine normalen Larven, sondern Larven mit doppeltem, ja selbst dreifachem Urdarm, solche mit starken Deformationen und Skelettmißbildungen erhalten". Ungleichwertigkeit der Furchungskugeln im Seeigelei kam auch darin zum Ausdruck, daß animale (völlig pigmentlose) Fragmente des Strongylocentrotuseies sich in keinem Fall über das Blastulastadium hinaus entwickelten, während alle zur Kontrolle gezüchteten pigmentierten Fragmente, darunter bedeutend kleinere, Plutei ergaben. Boveri schließt aus seinen Versuchen, daß der Echinidenkeim nichts weniger als ein äquipotentielles System ist.

Reihe ausgezogen, schließlich lieferten auch sie eine normale Meduse. Bei den Verlagerungsexperimenten gaben die Ctenophoreneier (FISCHEL) abermals entgegengesetzte Resultate. Wurden die Mikromeren, welche bei normalem Verlauf die Sinneskörper und die Ruderplättchen liefern, verlagert, so entstanden letztere an falschen Stellen, nämlich an den Stellen, nach denen ihr Bildungsmaterial verschoben worden war. Die Sinneskörper konnten dabei verzwei-, drei- und vierfacht werden, weil das Material für dieselben, anstatt sich zu einem einheitlichen Organ zusammenzuschließen, in 2, 3 oder 4 Teile auseinandergerissen wurde. Wie die Erklärung dieser Erscheinungen im Licht der Epigenesistheorie und im Licht der Evolutionstheorie verschieden ausfallen muß, bedarf keiner Erläuterung; es kann hier ohne weiteres früher Gesagtes sinngemäß übertragen werden.

4) Wie man die Gleichwertigkeit der Furchungskugeln durch Trennung und gesonderte Aufzucht der Isolationsprodukte erweisen kann, so kann man auch den gleichen Beweis führen, indem man den umgekehrten Weg einschlägt und getrennte Keime zur Verschmelzung bringt. Schon O. HERTWIG (1892) hatte die Vermutung ausgesprochen: es möchten zwei eben befruchtete und aus ihren Hüllen befreite „Eizellen, wenn sie nach Art der ersten Furchungshalbkugeln zusammengefügt und mit einer gemeinsamen Hülle umgeben werden könnten, sich zu einem einfachen Embryo entwickeln". Ganz in dieser Weise ist das Experiment noch nicht durchgeführt worden, aber in ähnlicher, nicht minder bedeutsamer Weise. ZUR STRASSEN brachte durch Kältewirkung Ascariseier vor der Befruchtung zur Verschmelzung. Wenn dieselben sich nach der Befruchtung weiter entwickelten, lieferten sie jedesmal ein einziges Riesentier. DRIESCH (1900) erzielte, unter Benutzung eines von HERBST stammenden Verfahrens, Verschmelzung von Seeigelblastulae, von denen eine jede sich aus einem normal befruchteten Ei entwickelt hatte. Bei einem Teil bildeten sich einheitliche Riesenlarven mit Darmanlagen von doppelter Größe und mit der doppelten Zahl von Mesenchymzellen, die sich ganz normal bis zum Pluteusstadium entwickelten. Es ist klar, daß in diesen Entwickelungsformen die einzelnen Zellen eine ganz andere Verwendung haben finden müssen, als wenn jede Blastula für sich eine Larve geliefert haben würde.

Die vorstehenden Darlegungen haben nur den Zweck, den Leser über die wichtigen Fragen, zu denen das Studium des Furchungsprozesses geführt hat, im allgemeinen zu orientiern. Auf vielerlei Details werden wir bei Besprechung der einzelnen Wirbeltierklassen, besonders der *Amphibien* noch zurückkommen müssen. Zugleich sollten die Darlegungen zeigen, wie schwierig es ist, bei den herrschenden Gegensätzen der Auffassung und der Komplikation der Probleme jetzt schon eine feste Auffassung durchzuführen. Immerhin kann man es als sehr unwahrscheinlich bezeichnen, daß auf frühen Furchungsstadien „erbungleiche Kernteilung" den Blastomeren einen verschiedenen Charakter verleiht. Es scheint die Struktur des gesamten Zellleibs, die Anordnung von Kern, Plasma und Dotter den Verlauf des Furchungsprozesses ausschließlich zu bestimmen, auch in den Fällen, in denen eine „determinierte Furchung" (CONKLIN), d. h. eine in besonders charakteristischen Zügen verlaufende Furchung vorliegt. Da es sich nun kaum annehmen läßt, daß auch die Gewebszellen (der Bindegewebs-, Knochen-, Muskel-, Nervenkörperchen) noch „totipotent" sind, so müssen allmählich die gleichartigen Furchungskugeln in verschieden beschaffene Organzellen übergeführt werden, etwa in der

Weise, wie BOVERI für die Ascariseier eine an den Kernen zum Ausdruck kommende Differenzierung der Geschlechts- und Somazellen nachgewiesen hat. Wie und wann diese Differenzierung geschieht, bedarf der Untersuchung.

Litteratur

(mit Ausschlufs der sich auf Wirbeltiere beziehenden, am Schlufs des Kapitels aufgeführten Litteratur).

Boveri, Th. *Ueber die Polarität des Seeigeleies. Verh. Phys.-med. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. XXXIV. p. 145—176.* **1901.**

— *Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb. Bd. XIV. p. 630—653. Mit 3 Tfln.* **1901*.**

— *Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. Phys.-med. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. XXXV. p. 67—90.* **1902.**

Chabry, L. *Contributions à l'embryologie normale et pathologique des ascidiens simples. Journ. Anat. et Phys.* **1887.**

Conklin, E. G., *Cleavage and Differentiation. Biological lectures delivered at Woods Holl 1896 u. 97. Boston* **1898.**

Crampton, H. E. *Experimental studies on Gastropod development. Arch. Entw. Mech. Vol. III. p. 1—19. Mit 4 Tfln.* **1896.**

Chun, C. *Die Dissogonie eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. Festsch. f. Leuckart. Leipzig* **1892.**

— *Bemerkungen über den Aufsatz von Driesch u. Morgan: Von der Entwickelung etc. Arch. Entw.-Mech. Bd. II.* **1895.**

Driesch, H. *Entwickelungsmechanische Studien, erschienen in Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LIII u. LV, Mitteil. zool. Stat. Neapel. Bd. XI.* **1892—1895.**

— *Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Anat. Anz. Bd. VIII. p. 348—357.* **1893.**

— *Von der Entwickelung einzelner Ascidienblastomeren. Arch. Entw.-Mech. Bd. I. p. 398—418. Mit 1 Tfl.* **1895.**

— *Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Ebenda Bd. II. p. 169—201.* **1896.**

— *Bemerkungen zu den von Morgan und mir angestellten Versuchen an Ctenophoreneiern und ihre Kritik. Zool. Anz. Bd. XIX.* **1896.**

— *Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Arch. Entwick.-Mech. Bd. IV. p. 75—125.* **1896.**

— *Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Ein Beweis vitalistischen Geschehens. Arch. Entw.-Mech. Bd. VIII. p. 35—112.* **1899.**

— *Resultate und Probleme der Entwickelungsphysiologie der Tiere. Ergebnisse Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. VIII.* **1899.**

— *Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeims. Arch. Entw.-Mech. Bd. X. p. 361—411.* **1900.**

— *Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Ebenda Bd. X. p. 411—435.* **1900.**

Driesch und **Morgan,** *Zur Analysis der ersten Entwickelungsstadien des Ctenophoreneies. Arch. Entw.-Mech. Bd. II.* **1895.**

Fischel, A. *Experimentelle Untersuchungen am Ctenophorenei. Arch. Entw.-Mech. Bd. VI u. VII.* **1897, 1898.**

Goldschmidt, R., *Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXI. p. 397—444.* **1902.**

Herbst, C. *Ueber das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebszellen in kalkfreiem Medium. Arch. Entw.-Mech. Bd. IX.* **1900.**

Hertwig, O. *Welchen Einflufs übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen? Jena* **1884** *(auch Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. XVIII. p. 175—206).*

— *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. Ebenda. Bd. XVIII.*

— *Aeltere und neuere Entwickelungstheorien. Berlin* **1892.**

— *Urmund und Spina bifida. Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXXIX p. 353—503.* **1892*.**

— *Zeit- und Streitfragen der Biologie. Jena* **1897.**

— *Die Zelle und die Gewebe. Bd. II.* **1898.**

Heider, C. *Ueber die Bedeutung der Furchung gepreßter Eier. Arch. Entw.-Mech. Bd. V.* **1897.**

— *Das Determinations-Problem. Verhandl. Deutsch. zool. Ges. Bd. XI. p. 45—97.* **1900.**

His, W. *Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaft der Gewebe. Historisch-kritische Bemerkungen. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abteil. p. 307—338. Jahrg.* **1901.**

Korschelt und **Heider**. *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Lief. I. Jena* **1902**. *(Giebt eine ausgezeichnete und sehr vollständige Uebersicht der das Furchungsproblem behandelnden Arbeiten).*
Maas, O. *Experimentelle Untersuchungen über Eifurchung. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. XVII. p. 14—34.* **1901**.
Morgan, T. H. *Experimental studies on Echinoderm eggs. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894**.
— *Studies on the partial Larvae of Sphaerechinus. Arch. Entw.-Mech. Bd. II.* **1895**.
Rabl, C., *Homologie und Eigenart. Verhandl. Deutsch. path. Ges. Bd. II.* **1899**.
Roux, W. *Ueber die Selbstordnung (Cytotaxis) sich berührender Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. Arch. Entw.-Mech. Bd. III. p. 381—468.* **1896**.
— *Ueber die Bedeutung „geringer" Verschiedenheiten der relativen Gröſse der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas nebst Erörterung über die nächsten Ursachen der Anordnung und Gestalt der ersten Furchungszellen. Ebenda Bd. IV. p. 1—75.* **1897**.
zur Strassen. *Ueber die Riesenbildung bei Ascaris-Eiern. Arch. Entw.-Mech. Bd. VII.* **1898**.
Wilson, E. B. *On cleavage and mosaik work. Arch. Entw.-Mech. Bd. III. p. 19—26.* **1897**.
— *The cell in development and inheritance. II. Edition.* **1900**.
Zoja, R. *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uova di alcune Meduse e di altri organismi. Arch. Entw.-Mech. Bd. I. p. 578—596, mit 3 Tfln. und Bd. II.* **1893**.
Ziegler, H. E. *Ueber Furchung unter Pressung. Verh. Anat. Gesell. Vers. Straſsburg. p. 132—156.* **1894**.
— *Experimentelle Studien über die Zellteilung. III. Die Furchungszellen von Beroë ovata. Arch. Entw.-Mech. Bd. VII. p. 34—64. Mit 2 Tfln.* **1898**.

I. Acranier.

Vom **Furchungsprozeß** des *Amphioxus* hatte zuerst Hatschek (A. L. III, 1, 1881) eine eingehendere Schilderung gegeben. Derselben zufolge sollte das Ei durch 2 aufeinander folgende und zueinander senkrecht stehende meridionale Furchen in 4 vollkommen gleiche Stücke zerlegt werden; durch die dritte „äquatoriale", thatsächlich aber ein wenig aus dem Aequator heraus nach dem animalen Pol verschobene Furchungsebene sollten 4 etwas kleinere Zellen am animalen Pol, 4 etwas größere am vegetativen Pol entstehen. Indem die vorhandenen 8 Zellen noch einmal durch meridionale, die so gebildeten 16 Zellen dann durch latitudinale (dem Aequator parallele) Furchen geteilt werden, entstehen 4 Kreise von je 8 regelmäßig übereinander gestellten Furchungskugeln, von denen die 8 am vegetativen Pol gelagerten sich von den übrigen durch besondere Größe auszeichnen und daher Makromeren heißen; sie zeigen auch noch die Besonderheit, daß sie die folgende Teilung, welche dem regelmäßigen Rhythmus entsprechend abermals eine meridionale ist, nicht mitmachen, so daß der Keim aus 3 Kreisen von 16 Mikromeren und einem Kreis von 8 Makromeren besteht. Wohl aber schnüren sie durch latitudinale Furchung 8 weitere Mikromeren ab, die bald durch meridionale Teilung in 16 zerlegt werden. Daher man jetzt 4 Kreise von 16 Mikromeren und einen Kreis von 8 Makromeren beobachtet. Man kann nun noch eine Vermehrung der Furchungskugeln durch meridionale Furchen (jeder Kreis von 16 Zellen zerfällt in 32) und latitudinale Furchen (Steigerung der Zahl der Zellkränze auf 10) feststellen, aber mit abnehmender Deutlichkeit, indem die Zellen sich verschieben und ihre regelmäßige Anordnung verwischen. Dabei bleibt die Achtzahl der Makromeren, welche somit die meridionalen Teilungen auch weiterhin nicht mehr mitmachen, am vegetativen Pol erhalten. Man kann sie noch erkennen, wenn im übrigen Keim die Anordnung in regelmäßigen Kreisen geschwunden ist.

Nach Hatschek wäre somit der Keim während der Furchung radialsymmetrisch, insofern nur eine Achse (die Verbindungslinie zwischen animalem und vegetativem Pol) differenziert wäre. Diese Angabe wird neuerdings bestritten. Nach Wilson (1893), der die Eifurchung des Amphioxus zum Gegenstand einer besonderen Untersuchung gemacht hat, verläuft der Vorgang überhaupt nicht bei allen Eiern in der gleichen Weise. Es lassen sich drei in der Natur freilich durch vielerlei Uebergänge vermittelte Modifikationen unterscheiden:

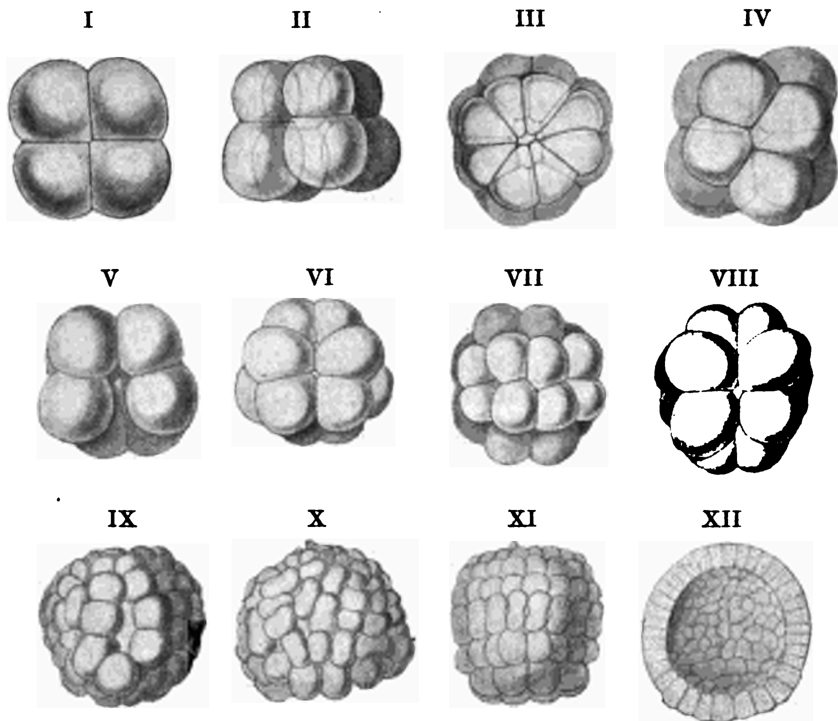


Fig. 201. Eifurchung von Amphioxus (nach Wilson, XI und XII nach Hatschek). I—III radialer Typus, IV spiraler Typus, V—VIII bilateralsymmetrischer Typus. I, III, IV, VII vom oberen, V, VI, VIII, IX vom unteren Pol gesehen, II, X, XI, XII in seitlicher Ansicht. Vergr. 180 : 1.

1) der radialsymmetrische Typus, welchen Hatschek allein beschrieben hat, 2) der spirale, wie er bei wirbellosen Tieren, z. B. den *Anneliden*, eine weite Verbreitung besitzt, 3) der bilateralsymmetrische. Alle drei Modifikationen führen früher oder später zu bilateralsymmetrischer Anordnung der Zellen, welche auf dem Stadium von 32—64 Furchungskugeln die allgemein herrschende ist, auf noch weiter vorgerückten Stadien (256—512 Kugeln) dagegen einer unregelmäßigen Anordnung Platz macht. So sollen zur Zeit der 8-Teilung noch $^3/_4$ der Eier radialsymmetrisch sein, auf dem nächstfolgenden Stadium nur noch wenige, und selbst bei diesen macht sich die Bilateralität an den 8 Makromeren bemerkbar.

Was die radialsymmetrische Furchung anlangt, so bestehen Hatschek's Angaben zu Recht mit Ausnahme, daß die 4 ersten

Furchungskugeln nur selten alle gleichmäßig in der Längsachse des Keimes zusammenstoßen. Gewöhnlich treffen an den Polen nur 2 einander opponierte Blastomeren zusammen, so daß Brechungsfurchen entstehen, welche selten an beiden Polen gleich gerichtet, meist rechtwinklig gekreuzt sind.

Für die spirale Furchung ist charakteristisch, daß bei Bildung der Aequatorialfurche die Kernspindeln eine mehr oder minder ausgesprochene Schrägstellung erhalten. Kommt es dann zur Teilung, so sind die 4 unteren Zellen gegen die 4 oberen im Sinne einer rechtsseitigen Spirale verschoben. Die Meridionalfurchen der oberen Zellen bilden mit den entsprechenden Meridionalfurchen der unteren Zellen Abweichungswinkel. die bis zu 45° betragen können (Fig. 201 IV).

Für die Entwickelung der bilateralen Symmetrie sind auf dem 8-Zellenstadium die 4 unteren Zellen (die primären Makromeren) bestimmend (Fig. 201 V). Zwei derselben, selten alle 4, können so auseinanderweichen, daß die erste Meridionalfurche zu einem Spalt erweitert wird, während in der zweiten Meridionalfurche der Kontakt der Zellen erhalten bleibt. Auf dem 16-Zellenstadium gewinnen dann gewöhnlich sowohl die 8 unteren Zellen (die Makromeren), als auch die 8 oberen Zellen (die Mikromeren) eine bilaterale Anordnung, weil die Teilfurchen die betreffenden Mutterzellen nicht wie beim radialen Typus meridional, sondern vertikal nahezu oder vollkommen parallel den primären Meridianebenen durchschneiden. Da die Teilfurchen für die oberen Zellen parallel der ersten Meridianebene angeordnet sind, bilden die 8 Mikromeren zwei Querreihen (VII). Aehnlich bilden die 8 Makromeren zwei in sagittaler Richtung gestellte Reihen (Fig. 201 VIII). Weil aber die sie erzeugenden Teilfurchen nicht genau der zweiten Meridianebene parallel verlaufen, sondern etwas schräg gestellt sind, wird das Bild nicht so regelmäßig. Auch unterscheiden sich die 4 dicht um den Pol stehenden Makromeren (M. 1. Ordnung) von den 4 übrigen (M. 2. Ordnung) durch bedeutendere Größe. In manchen Fällen kann die bilaterale Anordnung der Makromeren noch deutlicher sich ausprägen, wenn nämlich von den 2 Paar sekundären Makromeren nur ein Paar an das Ende der Sagittalachse zu liegen kommt, das andere dagegen durch das dazwischen geschobene, benachbarte primäre Makromerenpaar von der Medianebene getrennt wird (Fig. 201 VI).

Für das 5., 6. und 7. Furchungsstadium ist im allgemeinen charakteristisch, daß die 8 Makromeren durch ungleiche latitudinale Teilung — gleiche Teilungen sind Ausnahme — zu den vorhandenen Mikromeren weitere Mikromerenringe der 2., 3. und 4. Ordnung abschnüren, daß die Mikromeren sich durch abwechselnd horizontale und senkrechte (meridionale) Teilung vermehren. Doch verlieren schon um diese Zeit die Teilungen ihren regelmäßigen Charakter, sowohl was ihre Anordnung als ihren zeitlichen Verlauf anlangt (Fig. 201 X). Die anfänglich vorhandene Synchronie der Teilungen wird immer undeutlicher. Ab und zu ist Synchronie der Teilungen noch bei 256 Furchungskugeln erkennbar. Dagegen verwischt sich die regelmäßige Zellanordnung der Mikromeren schon früher, und auch die der 8 Makromeren erhält sich nur ausnahmsweise über das 8. Furchungsstadium (256 Zellen, Fig. 201) hinaus.

Noch mehr als Wilson weicht Samassa (1898) in seiner Schilderung des Furchungsprozesses von Hatschek ab; es soll zwar die Synchronie der Teilungen bis in das Stadium von 128 Furchungskugeln

(niemals aber über dieses Stadium hinaus) gewahrt bleiben, dagegen seien die Richtungen der Teilebenen außerordentlich variabel, so daß z. B. von 8 Mikromeren (Stadium der 16 Furchungskugeln) 5 meridional, 3 latitudinal geteilt werden. Daraus ergebe sich von selbst die Unmöglichkeit, daß die Zellen in der von Hatschek beschriebenen Weise sich in Kränzen übereinander anordnen. — Es sei an dieser Stelle noch einmal auf die Empfindlichkeit der Amphioxus-Eier, welche wir schon bei Besprechung der Befruchtung kennen gelernt haben, aufmerksam gemacht. Wir müssen daher mit der Möglichkeit rechnen, daß die erheblichen Unterschiede, welche in der Darstellung des Furchungsverlaufes zwischen den verschiedenen Autoren bestehen und sogar zwischen den Beobachtungsergebnissen desselben Autors vorkommen, durch verschiedene Grade von Schädigung oder Störung des Eimaterials bedingt wurden.

Frühzeitig, nach Hatschek schon auf dem 4-Zellenstadium, kommt es durch Auseinanderweichen der centralen Zellenden zu einer Furchungshöhle, welche zunächst an beiden Polen offen ist, dann sich am animalen Pole schließt, während eine Oeffnung am vegetativen Pole sehr lange bestehen kann, manchmal bis in die Anfänge der Gastrulation, wo sie dann den Grund des Gastrulasäckchens einnimmt.

Experimentelle Untersuchungen. Die sich furchenden Eier von Amphioxus wurden von Wilson (1893) und Morgan (1896) zum Gegenstand experimenteller Untersuchungen gemacht. Durch vorsichtiges Schütteln wurden Furchungskugeln auf dem Stadium von 2 oder 4 Blastomeren entweder vollkommen isoliert oder mehr oder minder voneinander getrennt, so daß die Blastomeren sich völlig oder bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander entwickeln konnten. Sorge wurde getragen, daß Furchungskugeln, die beim Isolationsprozeß verletzt worden waren und einen Teil ihrer Substanz eingebüßt hatten, von der Beobachtung ausgeschlossen blieben. Die isolierten Furchungskugeln teilten sich im allgemeinen in derselben Weise wie befruchtete ganze Eier und lieferten Mikroholoblasten, Larvenstadien, welche wie normale Larven gebaut waren, aber nur $^1/_2$ oder $^1/_4$ so groß waren, je nachdem der Isolationsprozeß auf dem Stadium der 2- oder 4-Teilung vorgenommen worden war. Immerhin kamen Abweichungen von der normalen Entwickelung vor, und zwar häufiger bei $^1/_4$ Blastomeren, als bei $^1/_2$ Blastomeren. So konnte die zweite Teilung schon eine inäquale sein und der Verschluß der Furchungshöhle sich verzögern. Die Zwerglarven von halber Größe erreichten das Stadium, auf dem die erste Kiemenspalte angelegt wird, sie waren, abgesehen von ihrer Größe, normal gebaut, nur in der Schwanzregion etwas abnorm. Bei den $^1/_4$ Zwergen war die Entwickelung nur bis zur Gastrula normal. Wenn die Larven bis zur Anlage von Chorda und Neuralrohr, einmal sogar bis zur Bildung der ersten Kiemenspalte weiterlebten, waren sie abnorm (kein Mund, kein After, abortiver Enddarm etc.). Blieben vom Vierer-Stadium die Furchungskugeln paarweise vereint (zwei $^1/_4$ Blastomeren), so entwickelten sie sich wie Furchungskugeln, die auf dem Zweier-Stadium getrennt wurden ($^1/_2$ Blastomeren). War die Trennung der Furchungskugeln eine unvollkommene, so entstanden Zwillings-, Drillings- und Vierlingsbildungen in verschiedenen Graden der Trennung, die im großen und ganzen sich so weit entwickelten wie die in Größe ihnen entsprechenden Zwerge. Die Körperachsen der untereinander verwachsenen Zwillinge, Drillinge etc. konnten miteinander alle möglichen Winkel bilden; ihre Orientierung hing von der Lage ab, welche die

isolierten Furchungskugeln zu einander eingenommen hatten. Andererseits hatte der Grad der Trennung der Furchungskugeln Einfluß auf den Verlauf der Furchung. War die Trennung der 2, resp. 4 Blastomeren eine ansehnliche, so furchten sie sich unabhängig voneinander, wie völlig isolierte Kugeln; war dagegen die Trennung eine geringere, so furchte sich eine oder auch alle Blastomeren wie Halbbildungen.

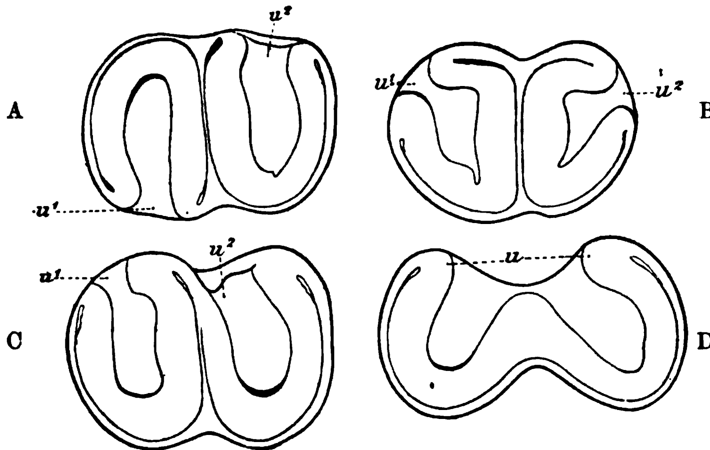


Fig. 202. Vier Doppelgastrulae von Amphioxus (*A*, *B*, *C*, *D*), entstanden durch Schütteln des Eies auf dem Stadium der Zweiteilung, 7 Stunden nach der Befruchtung. Nach WILSON.

u^1, u^2 Nach verschiedenen Richtungen orientierter Urmund der zwei aus je einer Eihälfte entstandenen Gastrulae, *u* Gemeinsamer Urmund zweier Gastrulae.

Wurden von acht Furchungskugeln einzelne isoliert, so traten neue Erscheinungen auf, wobei es ziemlich gleich blieb, ob die betreffende Furchungskugel eine Makro- oder Mikromere war. Die Teilung erinnerte an die normale Eifurchung, ohne mit ihr jedoch völlig übereinzustimmen. Stets war die zweite Furchung eine inäquale, so daß nach Erledigung der dritten äquatorialen Furchung sowohl die 4 Mikro- als auch die Makromeren untereinander ungleich waren. Niemals kam es zur Gastrulation; es entstanden platte oder konkave Zellscheiben, deren Krümmung so stark sein konnte, daß Blastulae mit kleinem Blastoporus resultierten, welche mit Flimmern herumschwammen. Unregelmäßige Zellenhaufen und Zellenplatten endlich entstanden, wenn auf dem Stadium von 16 Furchungskugeln einige der letzteren sich isoliert entwickelten.

Aus allen diesen Beobachtungen ergiebt sich nach WILSON das Gesamtbild, daß die ersten Furchungskugeln des Amphioxus noch äquipotent sind und bei ihrer normalen Entwickelung nur durch ihr wechselseitiges Lageverhältnis bestimmt werden (abhängige Differenzierung O. HERTWIG), daß sich erst im Laufe des Furchungsprozesses eine Selbstdifferenzierung im Sinne ROUX's immer mehr bemerkbar macht, welche es verhindert, daß auch auf späteren Stadien eine isolierte Furchungskugel eine vollkommene Larve erzeugt. Die Selbstdifferenzierung ist auf dem Stadium der 8 Furchungskugeln deutlich ausgesprochen, kann aber schon auf dem vorangegangenen Stadium angedeutet sein. WILSON sucht somit das ver-

schiedene Verhalten jüngerer und älterer Blastomeren aus verschiedenen Graden idioplasmatischer Differenzierung zu erklären. Dazu liegt kein Grund vor. Wenn Blastomeren des 8- und 16-zelligen Stadiums sich nicht zu einer Ganzbildung umregulieren können, so erklärt sich das hinreichend aus der größeren Starrheit ihres Zellgefüges (vergl. p. 587).

II. Cyclostomen.

a) Hyperoartien (Petromyzonten).

Vom Furchungsprozeß der Neunaugen hat Max Schultze (A. L. III, 2, 1856) die erste genaue Schilderung gegeben, welche in ihren Grundzügen auch jetzt noch Geltung besitzt. Die erste Furche ist meridional, beginnt am weißlichen animalen Pol, ungefähr 6 Stunden nach der Besamung der Eier, und schneidet langsam nach dem Gegenpol durch. Die zunächst sich kugelig abrundenden Blastomeren fügen sich nach einiger Zeit wieder zusammen und platten sich gegenseitig ab. Dann tritt $8^1/_2$ Stunden nach der Besamung die zweite, ebenfalls meridionale, zur ersten senkrecht stehende Furche auf, deren Beginn und Verlauf die Verhältnisse der ersten wiederholt. Nach Kupffer (A. L. III, 2, 1890) bilden sowohl bei der ersten wie bei der zweiten

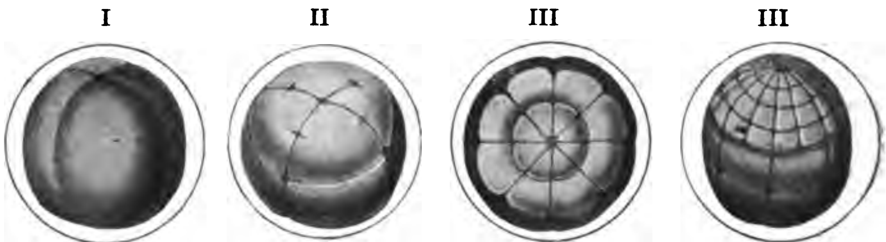


Fig. 203. Furchung des Neunaugeneies, *Petromyzon Planeri* (nach M. Schultze). I, II, IV Eier in schiefer Stellung; III Ansicht vom animalen Pol. Vergr. 22 : 1.

meridionalen Furchung die oberen Enden vorübergehend konische, später wieder verstreichende Höcker, in welche das bei der Befruchtung in die Tiefe verlagerte Polplasma samt den eingeschlossenen Kernen eintritt, eine lichte Stelle verursachend, die bei der Abflachung der Kegel sich wieder in die Tiefe zurückzieht. Die meisten Forscher (Kupffer, Shipley [A. L. III, 2, 1887], Owsjannikow, Nuel [A. L. III, 2, 1881], Mc Clure [1893]) stimmen den Angaben Max Schultze's bei, daß die 4 ersten Furchungskugeln von gleicher Größe sind oder nur geringfügige Unterschiede zeigen.

Nur Eycleshymer (1895) und Calberla (1877) berichten von erheblichen Abweichungen. Nach ersterem sollen schon die beiden ersten Furchungskugeln ab und zu ungleich groß sein, noch häufiger soll ungleiche Größe der Furchungskugeln im Gefolge der zweiten Furchung auftreten. Bei letzterer soll es sogar vorkommen, daß nur die eine der beiden Blastomeren meridional, die andere äquatorial geteilt werde. Calberla läßt das Petromyzonei bei der ersten Teilung in eine kleine animale und eine große vegetative Blastomere zerlegt werden und deutet demgemäß die erste Furche als Aequatorialfurche. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß den abweichenden Angaben der genannten beiden Forscher

geschädigtes Eimaterial zu Grunde gelegen hat, und daß der Grad der Abweichungen von der oben geschilderten Norm nur einen Maßstab für die Schädigung abgiebt, welche die Eier erfahren haben. SCOTT (A. L. III, 2, 1882), welcher Gelegenheit hatte, das Material CALBERLA's nachzuuntersuchen, fand als Regel den von SCHULTZE beschriebenen Furchungsmodus, daneben inäquale Zwei- und Dreiteilungen. Im folgenden werden daher die Angaben CALBERLA's und EYCLESHYMER's keine weitere Berücksichtigung finden.

Den beiden meridionalen Furchen folgt nach M. SCHULTZE als dritte die „äquatoriale“ Furche, welche infolge des Dotterreichtums der vegetativen Eihälfte bei Neunaugen stark nach dem animalen Pole verschoben ist. Es unterscheiden sich nun die 4 Zellen des animalen Poles von denen des vegetativen durch geringere Größe, ferner durch lichtere milchige Färbung und im weiteren Verlauf durch raschere Teilung. Die 4 lichter gefärbten Zellen werden durch eine latitudinale Furche in 8 Zellen geteilt, und diese 8 Zellen beginnen schon durch meridionale Furchen in 16 zu zerfallen, ehe an den 4 großen Zellen der unteren dunkleren Sphäre eine latitudinale Furche auftritt.

Der von M. SCHULTZE geschilderte Verlauf der dritten, vierten und fünften Furchungsperiode scheint nun öfters je nach den einzelnen Arten, vielleicht sogar nach lokalen Varietäten, vielleicht auch unter dem Einfluß bestimmter Existenzbedingungen abzuändern. Nach SHIPLEY folgt auf die äquatoriale Furchung nicht eine latitudinale der oberen Blastomeren, sondern eine Periode meridionaler Furchen, die zuerst die oberen, dann erheblich später die unteren Blastomeren in 8 teilen,

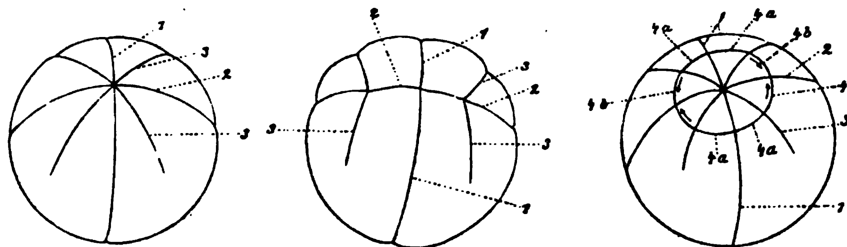


Fig. 204. Drei Furchungsstadien von Petromyzon marinus (nach MC CLURE). Die Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Furchen.

ehe latitudinale Furchen am oberen und unteren Zellkranz auftreten. KUPFFER fand beiderlei Arten der Furchung bei demselben Material, zugleich aber auch Unregelmäßigkeiten insofern, als manche Furchen sich unvollkommen entwickelten, d. h. an einigen Blastomeren auftraten, an anderen nicht. Noch erheblichere Verschiebungen im zeitlichen Auftreten der Furchen sind nach MC CLURE (1893) für die Eier von *P. marinus* charakteristisch (Fig. 204). Hier folgen unmittelbar auf die 2 ersten meridionalen Furchen 2 weitere meridionale, welche allerdings sehr langsam gegen den vegetativen Pol vordringen, so daß, noch ehe sie denselben erreichen, schon die verspätete äquatoriale Furchung aufgetreten ist und den oberen und unteren Zellenkranz gesondert hat. Beachtenswert ist, daß die äquatoriale Furche mehr als bei anderen *Petromyzonten* nach dem animalen Pol verschoben ist,

was auf größeren Dotterreichtum deutet. Es wäre ganz gut denkbar, daß dieser größere Dotterreichtum die zeitliche Verschiebung im Rhythmus der Furchen bedingt hat. Desgleichen ist er wohl Ursache zu einer weiteren Modifikation, daß nämlich öfters die dritten Furchen nicht durch die Pole verlaufen, sondern Vertikalfurchen werden, welche nahezu senkrecht zur zweiten Furchungsebene einfallen und demgemäß der ersten Furchungsebene fast parallel gestellt sind.

Daß letztere Art der Furchung, welche Ungleichheit der Blastomeren bedingt, besonders häufig bei Eiern, die bei niederer Temperatur kultiviert werden, auftritt, ist eine interessante Erläuterung zu den Auseinandersetzungen, welche im allgemeinen Teil über den Einfluß der Temperatur auf den Verlauf der Furchung gemacht wurden. Am Schluß der zweiten Meridionalteilung haben wir die Kerne in der Nachbarschaft der zweiten Furche zu erwarten. Soll die dritte Teilung abermals meridional verlaufen, so muß der Kern sich zunächst in die Mitte zwischen erster und zweiter Meridionalfurche einstellen, d. h. er muß seinen Platz ändern und sich in der Richtung der ersten Meridionalfurche verschieben. Ist die Thätigkeit des Protoplasma herabgesetzt und die Einstellung des Kernes dadurch behindert, so tritt die Kernteilung früher ein, als die Einstellung beendet ist. Die Konsequenz muß dann notgedrungen das Auftreten von Vertikalfurchen sein, bei welchen die an die erste Meridionalfurche grenzenden Blastomeren größer sind als ihre Schwesterzellen.

Nach Ablauf der vierten Furchungsperiode wird die Teilung eine unregelmäßigere, wenn auch im allgemeinen nach wie vor latitudinale und meridionale Furchen miteinander alternieren. Dabei ist die Teilungsenergie im oberen Eiabschnitt so viel größer als im unteren, daß ersterer schon 64 Zellen zählt, wenn letzterer nur 16 enthält (M. Schultze). Auch treten jetzt tangentiale Teilungen ein, d. h. Teilungen mit radial gestellten Spindeln, bei denen jede Furchungskugel in einen centralen und einen peripheren Abschnitt zerfällt (Kupffer). Frühzeitig entwickelt sich eine Furchungshöhle, die oberhalb des Aequators zwischen dem kleinzelligen und dem großzelligen Abschnitt des Furchungsmaterials liegt. Beide Abschnitte sind infolge der Tangentialteilungen bis zur Zeit der Gastrulation aus mehreren Schichten zusammengesetzt; nur Calberla und Shipley geben an, daß das kleinzellige Material sich frühzeitig zu einer Zellenlage gruppiere, während alle übrigen Beobachter von 3 Lagen sprechen. Innerhalb des großzelligen Materials beschreibt Calberla große, central gelegene Dotterzellen, welche später nicht zum Aufbau von Organen direkt verwendet, sondern resorbiert werden sollen, eine Beobachtung, welche von keinem anderen Autor bestätigt worden ist und abermals dafür spricht, das Calberla mit pathologischem Material gearbeitet hat. Schließlich bezieht sich noch ein Differenzpunkt auf die späteren Stadien der Blastula, die zur Gastrulation überleiten. Nach Max Schultze, dem die meisten späteren Forscher sich angeschlossen haben, soll das durch weißliche Färbung ausgezeichnete kleinzellige Material allmählich das großzellige gelbe umwachsen. Diese Epibolie soll in einem bestimmten Meridian, der späteren, jetzt zum erstenmal erkennbar werdenden Sagittalebene, an einem (dem vorderen) Ende rascher sich vollziehen als am anderen. Dabei sollen

die Zellen sich dichter zusammenfügen und eine epitheliale Anordnung gewinnen. KUPFFER stellt jede Epibolie in Abrede; es handle sich nur um die Umordnung der oberflächlichsten Zelllage zu einem Cylinderepithel. Die Umordnung soll nicht am animalen Pol, sondern im Aequator des Eies auf einer Seite, die später zum Rücken wird, beginnen.

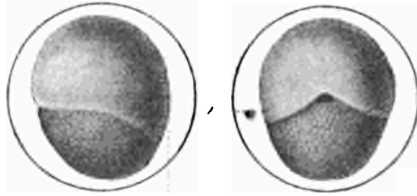


Fig. 205. Umwachsen der großen Dotterzellen durch die kleinen animalen Zellen beim Neunauge (nach M. SCHULTZE). Vergr. 22 : 1.

Experimentelle Untersuchungen. Wie schon seit längerer Zeit die Eier der *Amphibien*, so sind auch neuerdings die Eier der *Neunaugen* zu experimentellen Untersuchungen verwandt worden. BATAILLON (1901) übertrug Eier von *P. fluviatilis* auf dem Stadium der Vierteilung für Stunden teils in 1-proz. Kochsalzlösung, teils in 10-proz. Zuckerlösung. Der Furchungsprozeß wurde so zum Stillstand gebracht, wahrscheinlich durch den Wasser entziehenden Einfluß der angewandten Lösungen; er begann von neuem, als die Eier ins Wasser wieder zurückgelangten, oft dann ganz unregelmäßig. Gewisse Eier, an welchen die erste Meridionalfurche besonders stark ausgeprägt, die zweite dagegen verwischt war, entwickelten sich zu Mehrfachbildungen, manchmal zu 2 gut ausgebildeten Tieren, öfters auch zu 3 Larven, von denen dann eine kräftig war, die 2 anderen in der Entwickelung zurückgeblieben. Hatte sich das Ei bei der ersten Furche in zwei gleich große Stücke geteilt, so waren auch die zum Vorschein kommenden beiden Larven von gleicher Größe. Dagegen war eine Larve kleiner, die andere größer, wenn das Ei sich in ungleiche Blastomeren geteilt hatte. — Ein 3 Tage zuvor gestrichenes Neunauge lieferte noch nachträglich einen kleinen Rest von Eiern, welche befruchtet wurden; unter diesen zeigte ein relativ großer Prozentsatz (40 Proz.) die beschriebene eigentümliche Beschaffenheit der Furchen und entwickelte sich demgemäß auch zu Zwillingen. BATAILLON vermutet, daß das längere Verweilen in dem salzreichen Ovar Ursache der Mißbildung gewesen sei.

b) Hyperotreten (Myxinoiden).

Die außerordentliche Größe der Eier sämtlicher bekannter *Myxinoiden* machte es von jeher wahrscheinlich, daß eine diskoidale Furchung hier vorhanden sein müsse. Diese Ansicht hat denn auch durch die Untersuchungen BASHFORD DEAN's (A. L. III, 2, 1899) an *Bdellostoma Stouti* volle Bestätigung erfahren. An den ca. 22 mm langen und ca. 8 mm breiten Eiern dieses Tieres ist die Keimscheibe ein kegelförmiger Aufsatz am Mikropylpol des Eies; sie ragt in eine kleine, dicht unter der Mikropyle gelegene Ausbuchtung des Schalenraumes hinein und ist lange Zeit allein Sitz des Furchungsprozesses, welcher sich von hier aus erst ganz allmählich nach dem entgegengesetzten Eiende ausbreitet, das Blastoderm erzeugend. Die ersten 2 Furchen sind meridional und kreuzen sich in der Weise, daß eine Brechungsfurche entsteht, sie verflachen sich nach der Peripherie. Die nächsten

Furchen sind, wie es scheint, Vertikalfurchen. Frühzeitig nimmt der Furchungsprozeß einen unregelmäßigen Charakter an, so daß, zumal mit Rücksicht auf die spärlichen, zur Zeit vorliegenden Angaben von einer Schilderung Abstand genommen werden kann.



Fig. 206. Drei Furchungsstadien von *Bdellostoma Stouti* nach Bashford Dean.

III. Amphibien.

Die *Amphibien* sind diejenige Abteilung des Tierreichs, bei welcher zum erstenmal der Furchungsprozeß des Eies beobachtet wurde (durch Prévost und Dumas). Auch in späterer Zeit, bis in die letzten Jahre hinein, hat sich das Amphibienei als Lieblingsobjekt der Forscher behauptet, als es galt, prinzipielle Fragen zum Austrag zu bringen, wie die Frage nach der histologischen Beurteilung der Eifurchung, ob sie als Zellteilung aufzufassen sei oder nicht, weiter die Frage nach der morphologischen Bedeutung der einzelnen Furchen und nach ihrem Verhältnis zur Organbildung, Fragen, deren Lösung zum Teil auf dem Wege des Experiments, zum Teil durch intensive Beobachtung angebahnt wurde. So ist es gekommen, daß wir bis in geringfügig erscheinende Einzelheiten hinein eine genaue Kenntnis der Vorgänge gewonnen haben, wie an wenig anderen Objekten.

Macht schon das Gesagte eine etwas eingehendere Behandlung notwendig, so empfiehlt sich dieselbe noch aus einem weiteren Gesichtspunkte. Die *Amphibien* haben — wahrscheinlich mit Ausnahme der *Gymnophionen* — noch holoblastische Eier, aber Eier von großem Dotterreichtum. Derselbe erreicht in den einzelnen Abteilungen verschiedene Grade. Am wenigsten mit Dotter beladen sind die Eier unserer einheimischen und wohl auch der meisten außereuropäischen *Anuren*. Ihnen reihen sich am nächsten an die Eier der Wasser bewohnenden *Salamandrinen* (*Tritonen*), welche im allgemeinen nicht größer sind als die *Anuren*-Eier, gleichwohl ihnen an relativem Dottergehalt überlegen sind, wie nicht nur die Vorgänge bei der Befruchtung, sondern auch bei der Teilung erkennen lassen. Erheblich dotterreicher scheinen die Eier sämtlicher *Perennibranchiaten* incl. der *Amblystomen* zu sein. Leider ist zu bedauern, daß wir abgesehen vom *Axolotl* über die Eifurchung dieser Tiere nur spärliche Kenntnis besitzen. Der größte Dotterreichtum herrscht endlich bei den lebendig gebärenden *Salamandrinen*, unter denen *S. atra* ebenfalls noch der Untersuchung harrt. Man kann nun an den *Amphibien* verfolgen, wie der zunehmende Dotterreichtum immer mehr den Charakter der Furchung verändert, bis schließlich bei den Eiern von *Salamandra maculosa*, welche vorüber-

gehend für meroblastisch gehalten wurden, Anklänge an die diskoidale Furchung auftreten. So sind die *Amphibien* für das Verständnis der Furchung meroblastischer Eier von der größten Wichtigkeit.

Unter den europäischen *Anuren* nimmt, was Eigröße anlangt, *Alytes obstetricans*, die Geburtshelferkröte, eine Ausnahmestellung ein. Während die Eier unserer Frösche ungefähr 2 mm groß sind, die mancher Kröten sogar noch erheblich kleiner, haben sie einen Durchmesser von 3—5 mm. Noch erheblichere Eigrößen wurden in den letzten Jahrzehnten von tropischen *Batrachiern* bekannt. Gewöhnlich handelt es sich hierbei um Formen, welche in der Eihülle ihre Metamorphose beenden und daher auf eine für lange Embryonalentwickelung berechnete Masse von Nahrungsdotter angewiesen sind. Die Eier von *Xenorhina rostrata* sind 3,5 mm, von *Mantophryne lateralis* (im Ovar gemessen) 4,3—5 mm groß, *Gnathophryne robusta* 6,3 mm breit, 7 mm lang. Die größten Eier wurden bisher von einigen Batrachiern der Salomonsinseln durch BOULENGER gemessen; sie sind bei *Rana Opisthodon* 6—10 mm, bei *Nototrema fissipes* nach WEINLAND 10 mm, doch ist aus den Angaben nicht mit Sicherheit zu entnehmen, ob bei den Maßen die Eihüllen mit einbegriffen sind (vergl. auch p. 541).

Der verschiedene Dottergehalt erklärt uns zahlreiche Modifikationen, die der Furchungsprozeß bei den *Amphibien*, von Art zu Art verglichen, erfährt; er erklärt sie aber nicht alle; er erklärt z. B. nicht, warum bei einer und derselben Art der Furchungsprozeß so außerordentlich abändert, so daß nicht nur die Angaben verschiedener Autoren für dasselbe Objekt ganz verschieden lauten, sondern auch der einzelne Autor oft hat darauf verzichten müssen, eine bestimmte Darstellung zu geben. Bei manchen Arten verlangt bei der Erklärung dieser Erscheinung der Umstand Berücksichtigung, daß bei Eiern derselben Art der Dottergehalt und demgemäß auch die Größe erheblichen Schwankungen unterworfen ist. So wechselt die Eigröße beim *Axolotl* (FICK) zwischen 1,5 und 3 mm, bei *Bufo lentiginosus* (KING) zwischen 0,6 und 1,5 mm.

Bei anderen Arten fehlt diese Variabilität der Eigröße. Hier kommen offenbar die weiteren Momente in Betracht, auf welche ich im allgemeinen Teil schon hingewiesen habe: Einflüsse der Temperatur nicht nur auf die Beschleunigung, sondern auch auf den Verlauf der Teilung und verschiedengradige Aktivität des Protoplasma, wie sie durch wechselndes Alter der Eizelle, Einwirkung geringfügiger Schädlichkeiten herbeigeführt wird. Offenbar sind bei *Amphibien* — und dasselbe gilt auch von den im Charakter des Furchungsprozesses den *Amphibien* sehr nahestehenden *Ganoiden* und *Dipneusten* — durch den Dotterreichtum sehr labile Zustände geschaffen, so daß auf geringfügige Modifikationen hin schon sehr erhebliche Abänderungen zu stande kommen. — Daher müssen wir von vornherein darauf verzichten, ein bestimmtes Furchungsschema oder auch selbst mehrere Schemata aufzustellen. Wir können vielmehr nur von einer selten erreichten idealen Grundform ausgehen, welche mit dem Wachstum der Dottermasse immer seltener wird und bei den Endgliedern der Reihe völlig schwindet. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, wie wenig diese Verhältnisse mit der Lehre ROUX's harmonieren, daß jede Teilung bei der Sonderung der Materialien für die verschiedenen Organe eine ganz bestimmte Aufgabe habe.

Der verschiedene Dottergehalt der Eier ist auch Ursache, daß die Zeit, welche die einzelnen Teilungsstadien in Anspruch nehmen, je nach den zur Untersuchung verwandten Arten verschieden ist. So fand O. Hertwig (1898), daß bei *Rana temporaria* vom Beginn der ersten zur zweiten Teilung 1 Std. 10 Min., von Anfang der zweiten bis zum Anfang der dritten 1 Std. 25 Min. verflossen, und zwar bei einer Temperatur von 15° C. Chiarugi (1900) dagegen bestimmte für *Salamandrina perspicillata* bei gleicher Temperatur die entsprechenden Zeiträume, den ersten auf etwas mehr als 3 Std. im Durchschnitt, den zweiten auf 2 Std. 30 Min. Ebenfalls 2 Std. 30 Min. dauerte es von dem Beginn der achten Teilung bis zum Beginn der zehnten Teilung. Aehnliche Unterschiede zwischen *Anuren* und *Urodelen* fanden Jordan und Eycleshymer (1893), welche eine sehr interessante Tabelle über die einschlägigen Intervalle für *Rana* und *Bufo* einerseits, *Amblystoma* und *Diemyctylus* andererseits geben.

Am gleichförmigsten verhalten sich beim Furchungsprozeß die meisten einheimischen **Anuren**; sie schließen sich aufs engste den *Cyclostomen* und ebenso auch den *Acraniern* an. Als Beispiele für sie werden die bei uns einheimischen Frösche *Rana temporaria* (fusca) und *R. esculenta* gewählt, von denen der erstere im Beginn des Frühjahrs (März), also bei sehr niederer Temperatur, der zweite gegen Ende des Frühjahrs (Mai, Juni) laicht.

Die Eier beider Froscharten zeigen nach Ablauf der Befruchtung, wie wir gesehen haben (p. 535), eine sehr charakteristische symmetrische Pigmentverteilung, nicht nur daß wie bei vielen anderen Amphibien die nach oben gewandte Seite pigmentiert, die nach abwärts gewandte Seite weißlich ist; es grenzen sich auch die beiden verschiedenfarbigen Partieen des Eies in einer ganz besonderen, eine frühzeitige Orientierung ermöglichenden Weise gegeneinander ab. Auf der einen Seite reicht die weißliche Partie bis an den Aequator (*R. temporaria*) oder über ihn hinaus (*R. esculenta*) und kommt bei letzterem bei der Betrachtung von oben zum Vorschein, auf der entgegengesetzten Seite überschreitet das Pigment den Aequator nach abwärts. Verbindet man den Mittelpunkt der pigmentierten Seite und den Mittelpunkt der lichten Seite durch eine gerade Linie, so erhält man eine durch das Centrum des Eies gehende Gerade, die sekundäre Eiachse. Dieselbe bildet mit einer Linie, die man bei der natürlichen Haltung des Eies lotrecht durch das Eicentrum zieht, und die wir die primäre Eiachse oder die Furchungsachse nennen wollen, einen Winkel von ungefähr 45°. In einiger Entfernung vom oberen Ende der Furchungsachse liegt die Fovea germinativa.

Die „erste meridionale“ Teilungsfurche beginnt am oberen Pol der Furchungsachse und schreitet langsam über die pigmentierte Hälfte, noch langsamer über die lichte Partie des Eies und erreicht erst nach 1 1/4 Stunde den unteren Pol. Da sie sich nur ganz allmählich vertieft, kommt es erst spät zu einer völligen Durchschnürung zu einer Zeit, in der die zweite Teilung schon beginnt. Die erste Teilfurche geht sowohl durch die Furchungsachse als auch durch die Eiachse und teilt das Material nicht nur in gleich große, sondern auch in symmetrische Stücke, wie aus der Pigmentverteilung hervorgeht. Das Pigment ist zur Teilungsebene symmetrisch angeordnet, da die Ebene sowohl durch den tiefsten wie den höchsten Punkt der Pigmentgrenze geht. Die Stelle, an welcher die Richtungskörperbildung sich vollzogen hat, fällt nicht in die Teilungsebene; vielmehr geht die Teilungsebene an dem

Richtungsfleck, dessen Centrum der Punkt der Richtungskörperbildung ist, vorbei oder schneidet ihn excentrisch. Nach dem, was im Kapitel über Befruchtung über die Einstellung der Eier gesagt worden ist, braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden, daß auf dem Stadium der Zweiteilung wie auf allen späteren Furchungsstadien die Eier eine ganz bestimmte Orientierung beibehalten, mag man den Froschlaich drehen und wenden, wie man will; stets drehen sich die Eier in der Weise, daß die dunkle Hemisphäre nach aufwärts schaut.

Wie bei allen Furchen, die das Froschei in größere Stücke zerlegen, zeigt auch die erste Meridionalfurche den sogenannten Faltenkranz, eine Menge feiner Fältchen, die jederseits 60—100 an Zahl links und rechts von der Furche und senkrecht zu ihr angeordnet sind und in die Furche münden. Sie sind beim Entstehen der Furche am deutlichsten und schwinden allmählich, wenn sie tiefer einschneidet. Es ist am wahrscheinlichsten, daß der Faltenkranz der Ausdruck einer Kontraktion des Protoplasma, nicht einer Faltung der Dotterhaut ist.

Untersucht man das zweigeteilte Froschei in seiner natürlichen senkrechten Stellung erst von der einen, dann von der anderen Seite des Furchungsmeridians, so ist die eine fast ganz dunkel, wir wollen sie mit Rücksicht auf die spätere Orientierung des Embryo in Ein-

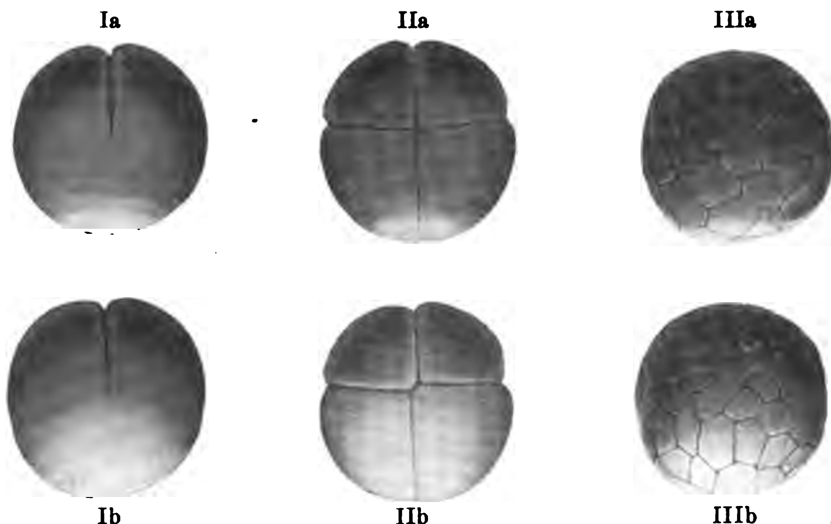


Fig. 207. I—III 3 Furchungsstadien von Rana temporaria, jedes Ei einmal von vorn (a) und von hinten (b) gesehen, um zu zeigen, daß das lichtere Feld auf allen 3 Entwickelungsstadien auf der hinteren Seite des Embryo mehr Raum einnimmt als auf der vorderen. (Nach O. Schultze.)

klang mit den meisten neueren Forschern (O. Schultze, Kopsch) die caudale (Roux nennt sie umgekehrt cephale) nennen; die andere Seite ist vorwiegend hell; sie möge nach ihrem weiteren Schicksal die cephale (Roux caudale) heißen. Die eine Furchungskugel ist dann die linke, die andere die rechte (Fig. 207 I).

Wie bei der Befruchtung, so treten auch während der Teilungen Pigmentfiguren auf, welche bei den pigmentreichen Eiern der Anuren besonders auffallend sind (Van Bambeke, 1896). Pigmentierung begleitet

die einzelnen Phasen der Karyokinese, indem z. B. die Hantelfigur des Kernes durch eine entsprechende Anordnung schwärzlicher Pigmentkörnchen hervorgehoben wird (Fig. 208 *b*). Eine zweite Pigmentfigur (*a*) liegt zwischen Kernspindel und Eioberfläche, sie stammt vom subcorticalen Pigment ab und hat die Gestalt einer Doppelklammer. Endlich sieht man bei jeder Teilung die Furchungsebene sich frühzeitig durch eine Pigmentplatte markieren, welche von der eben auftretenden Oberflächenfurche durch den Zellkörper hindurchzieht und der Zellplatte der sich teilenden Pflanzenzelle verglichen worden ist. Die Pigmentplatte spaltet sich bei der Teilung in ganzer Länge, worauf die Furche durchschneidet. Es liegt nahe, die Pigmentplatte durch Wanderung vom Rindenpigment abzuleiten. Ihre Entstehungsweise soll gegen diese Ansicht sprechen, da die Pigmentlage aus dem Innern des Eies herauswachsen soll. Man muß daher, wie man es auch bei den Spermastraßen gethan hat, an eine Neubildung von Pigment denken.

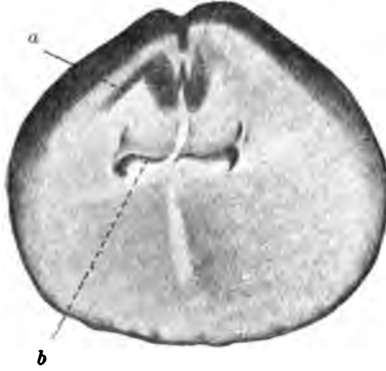


Fig. 208. Querschnitt durch ein in Zweiteilung begriffenes Ei von *Bufo vulgaris* senkrecht zur Teilungsebene. (Nach Bambeke.)

Wenn die erste Meridionalfurche den höchsten und tiefsten Punkt der kreisförmigen Begrenzung der weißen Hemisphäre durchschneidet, so wird durch sie die pigmentierte Oberfläche symmetrisch halbiert werden. Diese von den meisten Beobachtern beschriebene Erscheinung wird auch von dem neuesten Autor auf diesem Gebiete, Moszkowski (1902), bestätigt; sie wird dagegen von Morgan und Umé Tsada (1893) in Abrede gestellt. Nach Morgan bildet die nach der Pigmentverteilung bestimmte Symmetrieebene des Eies bei R. temporaria mit der ersten Furchungsebene stets einen Winkel, welcher in ca. 65 Proz. der Fälle sehr gering ist, in 25 Proz. ca. 45°, in 10 Proz. sogar noch mehr beträgt. Nach O. Schultze (1899c) ist es bei frischen Eiern äußerst selten, daß die erste Furchungsebene von der Symmetrieebene abweicht; dagegen ist die Erscheinung bei „stark reifen“ Eiern, Eiern, welche lange im Uterus verweilt haben, bevor sie befruchtet wurden, häufig; es kann der Winkel beider Ebenen hier sogar 90° betragen, was gleichbedeutend damit ist, daß die zweite Furche vor der ersten auftritt.

Die zweite meridionale Furche entwickelt sich wie die erste: sie steht zu ihr senkrecht und geht gewöhnlich ebenfalls durch die Furchungsachse, so daß die entstehenden 4 Quadranten untereinander gleich groß sind, doch kommt es hier schon zu Abweichungen, indem die zweite Meridionalfurche nach der Gegend, wo die lichte Eipartie nach oben über den Aequator übergreift, verschoben ist, so daß die auf dieser Seite gelegenen Blastomeren kleiner sind (Fig. 209). Dieses Verhalten scheint bei *Rana esculenta* die Regel zu sein (Newport, Roux), aber auch bei *R. temporaria* öfters vorzukommen (O. Schultze). Weit verbreitet sind bei allen *Anuren* Verschiebungen der Furchungskugeln, gegen einander, wodurch es zur Ausbildung von Brechungslinien kommt. In der Regel ist dann die Brechungslinie am animalen Pol senkrecht zu der am vegetativen Pol orientiert.

Die dritte oder äquatoriale Furche erinnert, wie die bisher betrachten zwei Furchen, bei den ***Anuren*** noch sehr an die uns von ***Amphioxus*** her bekannten Verhältnisse, nur daß sie aus dem Aequator nach dem Hauptpol zu verschoben ist. Die 8 Furchungskugeln sind daher von sehr ungleicher Größe, die 4 Mikromeren des Hauptpols erheblich kleiner als die 4 Makromeren des Gegenpols. Der Grad der Verschiebung der äquatorialen Furchungsebene läßt sich nach der Lage des Schnittpunkts bestimmen, in welchem die Ebene von der Furchungsachse durchbohrt wird. Bei genau äquatorialer Lage müßte der Schnittpunkt mit dem Centrum des Eies zusammenfallen und somit die Achse halbieren. Bei Rana beträgt sein Abstand vom Pol mehr als $^1/_3$ der Eiachse, bei Pelobates wurde er von BAMBEKE genau auf $^1/_3$ bestimmt. Es ist das ziemlich genau der Abstand, den der Furchungskern nach Abschluß der Befruchtung vom Eipol einhält. Der Abstand giebt uns ein gutes Maß für den relativen Dottergehalt des Eies ab; je größer der Abstand, um so kleiner ist der Dotterreichtum.



Fig. 209. 2 Furchungsstadien von Rana esculenta (nach ROUX). Die beiden Linien in jeder Figur bezeichnen die Richtung der ersten Furchungsebene (Sagittalebene der Larve), die zweite zu ihr senkrechte Furchungsebene hat das Ei in ungleiche Teile zerlegt.

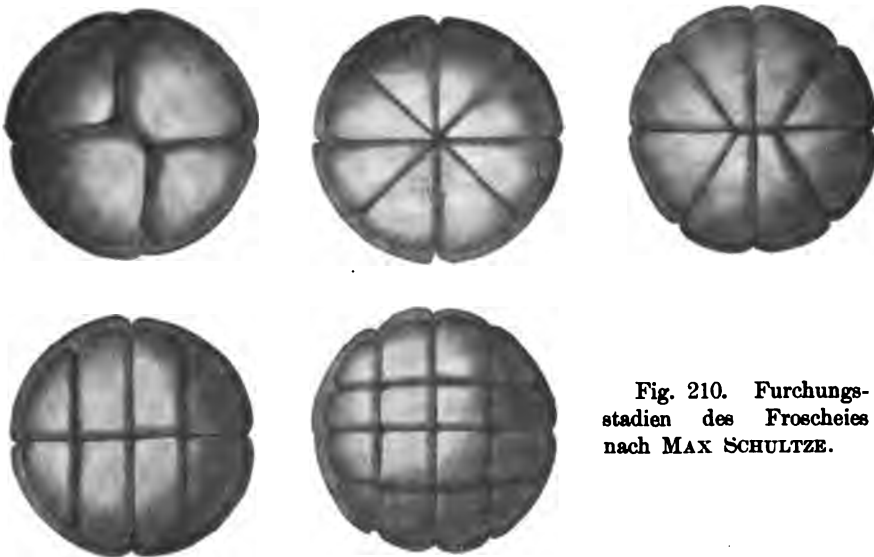


Fig. 210. Furchungsstadien des Froscheies nach MAX SCHULTZE.

Genauere Untersuchungen haben nun ergeben, daß in der Bildung der Aequatorialfurche die Abweichungen von der Norm schon etwas erheblicher werden als bei den bisher betrachteten zwei Furchen. Der Umstand, daß die sogenannte Aequatorialfurche, streng genommen, aus 4

gleich gerichteten Furchen besteht, kommt oft darin zum Ausdruck, daß die 4 Teile unabhängig voneinander entstehen. Gewöhnlich beginnen die 4 Stücke der Furche in der Nachbarschaft der ersten Meridianfurche (C. E. v. Baer 1834), die einen oft früher als die anderen. Zu den Zeitunterschieden können sich Lageunterschiede gesellen. So können auf einer Seite die Teilfurchen höher auf die Achse einfallen als auf der anderen, Ungleichheit unter den Mikromeren veranlassend oder eine etwa von früher her vorhandene Ungleichheit steigernd. Auch eine Verschiebung des Makromerenkranzes gegen den Kranz der Mikromeren (spirale Furchung, cfr. Acranier) kann eintreten (Roux, Kopsch 1900). Dadurch wird der Verlauf der anfangs einheitlichen Meridianebenen gestört: die zwischen den Makromeren liegenden Teile der Meridianebenen und die zwischen den Mikromeren befindlichen sind um einen größeren oder kleineren Winkel (20—45°) gegeneinander verschoben.

Außerordentlich wechselnd fallen die Bilder bei dem 4. und 5. Furchungsstadium aus, welche wir gemeinsam besprechen wollen. Sind diese Stadien von großer Regelmäßigkeit. was sehr selten der Fall zu sein scheint, so entstehen zunächst 2 weitere Meridionalfurchen, welche die Winkel der vorhandenen Furchen halbieren; sie sind schon an den Mikromeren vollkommen entwickelt, ehe sie auf die Makromeren übergreifen, und erzeugen je 8 Mikro- und Makromeren 2. Ordnung. Dann treten 2 latitudinale Furchungsebenen auf, welche jeden Kranz von 8 Blastomeren in 2 übereinander liegende Kränze zerlegen. Der Zeitunterschied zwischen dem Erscheinen der oberen und der unteren Latitudinalfurche ist ein sehr erheblicher, wie denn überhaupt von jetzt ab die Teilung im Umkreis des Hauptpols rascher fortschreitet als auf der Seite des Gegenpols (Fig. 210).

Gehen wir jetzt zu den Abänderungen der geschilderten Norm über, welche, wie gesagt, viel häufiger sind als die Norm selbst. Denselben ist gemeinsam, daß die Meridionalfurchen die Pole nicht treffen, sondern in einiger Entfernung von ihnen auf die 2 ersten Meridionalfurchen stoßen [Polflucht (!) Rauber's]. Die Meridionalfurchen werden damit zu Vertikalfurchen. Völlig asymmetrische Bilder resultieren, wenn jede der 4 so entstehenden Vertikalfurchen an einem anderen Halbkreis der beiden primären Meridiane endet (Modifikation I). Im allgemeinen herrscht jedoch eine Tendenz zur Symmetrie. Für *R. esculenta* z. B. ist die Regel (Roux), daß die neuen Vertikalfurchen innerhalb der kleineren Mikromeren sich der ersten Meridionalfurche annähernd parallel stellen und daher auf die zweite Meridionalfurche in größerer oder geringerer Entfernung vom Pol treffen, daß sie dagegen innerhalb der größeren Mikromeren sich mehr der Richtung der zweiten Meridionalfurche anschließen und geneigt zur ersten Meridionalfurche verlaufen (Modifikation II, Fig. 209). Es können auch in sämtlichen Mikromeren die vertikalen Furchen die gleiche Orientierung zeigen und in besonders regelmäßigen Eiern einer der beiden Meridianfurchen genau parallel verlaufen (Modifikation III, Fig. 210). Welche von den 3 Modifikationen die häufigere ist, darüber lauten die Angaben der Autoren ganz verschieden. Während Roux für *R. esculenta* die Modifikation II als Regel hinstellt, sind nach Rauber es die Modifikationen I und II. Klarheit kann hier nur durch methodische Untersuchungen gewonnen werden, welche die äußeren Bedingungen, unter denen die Entwickelung vor sich geht, namentlich die Temperatur genau berücksichtigt.

Aehnliche Verhältnisse, wie wir sie soeben für die Mikromeren kennen gelernt haben, gelten auch für die Makromeren, nur kann man nicht von ersteren einen Rückschluß auf letztere machen, da die Orientierung der Furchen bei ihnen in ganz anderem Sinn erfolgt sein kann.

Aus dem HERTWIG'schen Furchungsschema ergiebt sich mit Notwendigkeit, daß von der Anordnung der Furchen des 4. Stadiums auch die Anordnung der Furchen des 5. Stadiums abhängt. Das ist in der That auch der Fall. Je mehr jene vom meridionalen Verlauf abweichen und, sich einer der ersten Meridionalfurchen parallel stellend, zu Vertikalfurchen werden, verlieren diese den Charakter von latitudinalen Furchen und lenken mehr und mehr ebenfalls in den Verlauf vertikaler Furchen ab. Im Extrem stellt sich heraus, daß das 4. und 5. Furchensystem nach demselben Prinzip orientiert sind (vertikal und parallel einer der primären Meridionalfurchen), nur daß das eine dem ersten, das andere dem zweiten Meridian parallel ist. Es resultiert eine rechtwinklige Kreuzung aller Furchen, auf welche bekanntlich PRÉVOST und DUMAS im Gegensatz zu C. E. v. BAER und in der Neuzeit wieder RAUBER besonderen Wert gelegt haben (Fig. 210).

Bei den sehr dotterreichen Eiern der *Anure Rhacophorus Schlegeli* hat SAKEYIRA IKEDA (1902) als Regel gefunden, daß die dritten Furchen vertical und nahezu parallel zur ersten Meridionalfurche verlaufen und daß die vierten gemeinsam ein Oval beschreiben, welches die drei ersten Furchensysteme rechtwinklig schneidet, wie wir es später für *Amia* kennen lernen werden. Die Furchen werden im Bereich der vegetativen Eihälfte sehr undeutlich, was besonders für vorgerückte Entwickelungsstadien gilt. So wird das Bild einer partiellen (discoidalen) Furchung vorgetäuscht. Aehnliches scheint bei *Alytes obstetricans* der Fall zu sein, für welche VOGT (A. L. III, 7, 1842) und DE L'ISLE (1876) discoidale Furchung beschrieben haben, während eine Nachprüfung durch GASSER (A. L. III, 7, 1882) inäquale Furchung nach Art von *Bombinator* ergab.

Ehe wir in der Darstellung des Furchungsprozesses der ***Anuren*** fortfahren, wollen wir erst die entsprechenden Zustände der ***Urodelen*** schildern, dabei aber die besonders dotterreichen Eier von *Salamandra maculosa* zunächst noch außer Spiel lassen.

Die befruchteten Eier der **Urodelen** besitzen mit Ausnahme der pigmentlosen *Molge cristata* den Unterschied einer aufwärts gewandten pigmentierten und einer abwärts schauenden pigmentlosen Seite, lassen aber, sofern die in der Litteratur vorliegenden Angaben erschöpfend sind, im übrigen in der Pigmentverteilung nicht die bestimmte Orientierung erkennen, welche oben von den Froscheiern beschrieben wurde. Wohl aber sind sie zur Zeit der Eiablage häufig oval, wie dies O. HERTWIG (1893), v. EBENER (1893), C. E. v. BAER, GRÖNROOS (1890) für *Molge cristata*, GASCO (1880*) für *M. alpestris*, JORDAN (A. L. III, 7, 1893) für *Diemyctylus viridescens* beschrieben haben. Auch die umgebenden Hüllen zeigen eine ovale Gestalt und gestatten eine gewisse Orientierung auch dann noch, wenn die Eier, was gewöhnlich zutrifft, einige Zeit nach der Befruchtung oder während der Furchung sich abrunden.

Entsprechend dem größeren Dotterreichtum furchen sich die Eier aller ***Urodelen*** erheblich langsamer als die der ***Anuren***, besonders

greifen die Furchen viel langsamer von der animalen auf die vegetative Seite über. Ihr erstes Auftreten wird ständig von dem schon besprochenen Faltenkranz begleitet. Die erste Meridionalfurche steht bei ovalen Eiern stets senkrecht zur Längsachse des Ovals, wenn nur die Eikapsel oval gestaltet ist, senkrecht zu deren Längsausdehnung. Die charakteristische Stellung der ersten Meridionalfurche wird auch erreicht, wenn ausnahmsweise einmal die Furche am Ende des Ovals beginnt, sie wandert dann über die Oberfläche, bis sie die Richtung der kürzesten Achse erreicht hat. Gewöhnlich sind die beiden Blastomeren untereinander gleich, doch gehören Größenunterschiede nicht zu den Seltenheiten (GASCO: *M. alpestris*, EYCLESHYMER (1895) *Amblystoma*); bei *Diemyctylus* scheinen sie sogar die Regel zu bilden (JORDAN).

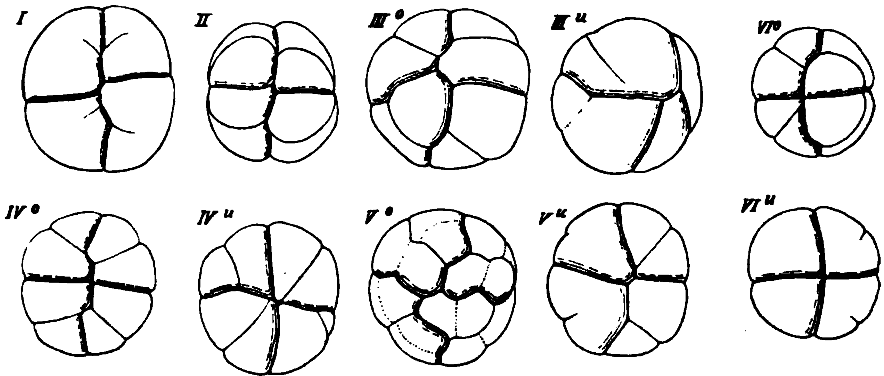


Fig. 211. Eifurchung von Tritonen (nach GRÖNROSS), I—V Molge cristata. I Bildung der dritten Furchen von der zweiten beginnend. II Die dritten Furchen verlaufen annähernd äquatorial. IIIo Von den dritten verläuft eine annähernd äquatorial, die 3 anderen nahezu senkrecht. IIIu Dasselbe Ei vom unteren Pol. IVo Alle dritten Furchen vertical, IVu dasselbe Ei vom unteren Pol. Vo In den linken 2 Quadranten waren die dritten Furchen vertikal, die vierten infolgedessen äquatorial angelegt, in den rechten 2 Quadranten umgekehrt, die dritten annähernd äquatorial, die vierten dementsprechend vertikal. Vu Dasselbe Ei von unten. VI Eier von Molge alpestris, vergleichbar dem Ei V von Molge cristata, nur daß die 4 Furchen noch nicht entwickelt sind.

Während die zweite Meridionalfurche im wesentlichen sich wie bei *Anuren* verhält (Häufigkeit der Brechungsfurchen), beginnen mit der dritten (äquatorialen) Furche erhebliche Abweichungen. Die 4 Stücke derselben nehmen nicht an der ersten sondern an der zweiten Furchungsebene ihren Ausgangspunkt. Wenn sie sämtlich in einer Ebene liegen, so ist der Schnittpunkt, den diese Ebene mit der Furchungsachse bildet, dem Hauptpol bis zu $^1/_4$ oder $^1/_5$ der Eiachse genähert, was zur Folge hat, daß die Mikromeren verhältnismäßig viel kleiner sind als bei den Anuren.

Wo dieses für *Anuren* typische Verhalten vorkommt, pflegen dann auch die nächsten Furchen wie bei den *Anuren* aufzutreten, es sind Meridionalfurchen, die vom Aequator aus nach den Polen verlaufen und die 8-Teilung zunächst der Mikro- und sehr viel später der Makromeren bedingen. Für sie gilt ebenfalls die Regel, daß sie selten wirklich meridional sind. Meist zeigen sie den bei *Anuren* ausführlicher besprochenen Verlauf von Vertikalfurchen. Viel häufiger kommt es aber

vor, daß die 4 Teile der sogenannten Aequatorialfurche gar nicht horizontal verlaufen, sondern von ihrem Ausgangspunkt an der zweiten Meridionalfurche die Richtung nach abwärts einschlagen und somit auf die erste Meridionalfurche, sei es in der Gegend des Aequators, sei es noch tiefer im Bereich der unteren Sphäre des Eies, in extremen Fällen sogar in der Gegend des Gegenpols aufstoßen. Sie nehmen dabei immer mehr den Charakter von Vertikalfurchen an, besonders dann, wenn ihr Ursprung an der zweiten Meridionalfurche, was sich mit der geschilderten Abänderung zu kombinieren pflegt, nach dem Hauptpol zu verschoben ist. Da die 4 Stücke der „Aequatorialfurche" voneinander unabhängig sind, können sie in den einzelnen Quadranten ein verschiedenes Verhalten zeigen, z. B. in einem Quadranten horizontal, in 3 anderen mehr minder vertikal verlaufen (Fig. 211 III*o*), oder sie verlaufen in 2 Quadranten vertikal, in 2 weiteren horizontal (VI*o*). Diese teilweise und verschiedengradige Umbildung von Aequatorialfurchen in Vertikalfurchen ist von großer Bedeutung für Beantwortung der Frage, inwieweit man ein Recht hat, jeder Furche einen ganz bestimmten typischen Charakter zuzuschreiben (Roux). Ich komme hierauf später zurück. Die Erscheinung ist auch für den weiteren Verlauf des Furchungsprozesses von Wichtigkeit. Denn selbstverständlich ist es jetzt nicht mehr denkbar, daß beim nächsten Teilungsschritt, wie es sein sollte, meridionale, resp. vertikale Teilungen und nach diesen wieder latitudinale Teilungen auftreten. Vielmehr treten Furchen auf, welche die verschiedensten Winkel zur Horizontal-, resp. Vertikalebene bilden. Am verständlichsten ist noch der extreme Fall, bei welchem die 4 Teile der dritten Furche nahezu vertikal verlaufen. Die nächste Furche holt dann nach, was die vertical abgelenkte dritte Furche hätte leisten sollen, sie ist latitudinal, liegt aber dem Hauptpol viel näher, als die normal entwickelte Aequatorialfurche zu liegen pflegt.

Es scheint, als ob die Tendenz, von dem bei den ***Anuren*** beschriebenen Ausgangsschema abzuweichen bei den einzelnen Arten der wasserbewohnenden *Salamandrinen* eine verschiedene ist. Am regelmäßigsten ist der Furchungsprozeß unzweifelhaft bei ***Molge alpestris*** (Gasco), der Tritonart, welche sehr kleine Eier hat, und *Salamandrina perspicillata* (Chiarugi 1899). Nächstdem wären die ***Amblystomen*** zu nennen: ***Amblystoma tigrinum*** (Eycleshymer) und der Axolotl, ***A. mexicanum*** (Van Bambeke). Am abweichendsten scheint sich ***Molge cristata*** zu verhalten, ein Salamandrine mit besonders großen Eiern. Große Verschiedenartigkeit herrscht bei *Diemyctylus* (Jordan), bei welchem aber auch die Eigröße sehr variabel ist. Eine interessante Zusammenstellung der wichtigsten Variationen des Furchungsprozesses haben Jordan und Eycleshymer gegeben (1883).

Die genaue Kenntnis des Furchungsprozesses von *Salamandrina perspicillata* verdanken wir Chiarugi (1899). Die Eier haben einen Durchmesser von ungefähr 1,8 mm, doch ist die Eiachse etwas kürzer als der Durchmesser, welchen man in horizontaler Richtung durch sie hindurchlegen kann. Die obere Seite des Eies ist mehr oder minder intensiv pigmentiert. Der so zustande kommende Pigmenthof hat eine ovale Gestalt und umschließt etwas excentrisch die meist ebenfalls ovale lichtere Fovea germinativa. Die erste Furche teilt das Ei in Stücke von ungleicher Größe, wobei gewöhnlich das pigmentierte Feld ungleich

abgeteilt wird, und die Fovea unter Umständen von der Furche gar nicht getroffen wird. Im letzteren Fall liegt die Fovea fast stets auf der pigmentreicheren Eihälfte. Wird sie von der Furche geschnitten, so streckt sie sich senkrecht zu dieser zu einem Oval und nimmt beim Durchschneiden der Furche die Figur einer 8 an. Die Ränder der einschneidenden Furche sind durch intensiver gefärbte Pigmentstreifen bezeichnet, welche sich beim tieferen Einschneiden der Furche zu der der Furche vorauseilenden Pigmentlamelle vereinen, die durch den Dotter hindurch zum unteren Pol gezogen ist. Die zweite Furche steht senkrecht zur ersten, die dritte meist senkrecht zu den vorhergehenden; letztere ist daher im großen und ganzen latitudinal, doch können ihre einzelnen Stücke von der Horizontale zur Schrägstellung abweichen. Die vierte Teilung ist meist vertikal; sie entwickelt sich beträchtlich früher im Bereich der Mikromeren.

Ueber das Verhalten der Kernteilung zur Zellteilung macht Chiarugi folgende Angaben, welche in treffender Weise erläutern, wie die Kernteilung der Zellteilung vorauseilt. Ehe die erste Meridionalfurche den Aequator erreicht, ist die Kernspindel mit Aequatorialplatte schon für die zweite Teilung fertiggestellt. Wenn die zweite Meridionalfurche den vegetativen Pol erreicht, ehe aber noch die Aequatorialfurche sichtbar wird, ist die zu letzterer gehörige Karyokinese schon beendet und sind die Kerne im Ruhezustand angelangt.

Eine auffallende Erscheinung, die wohl mit ungleicher Größe der beiden ersten Furchungskugeln zusammenhängt, besteht bei S. perspicillata darin, daß öfters das Ei zu Anfang in 3 gleich große Blastomeren geteilt wird, welche dann durch die Aequatorialfurche in 6 Blastomeren zerlegt werden.

Ob eine genaue Proportionalität zwischen Unregelmäßigkeit der Furchung und Größe der Eier, resp. Dottergehalt derselben besteht, läßt sich zur Zeit noch nicht mit Bestimmtheit aussagen, da wir noch nicht wissen, welchen Einfluß auf den verschiedenartigen Charakter der in der Litteratur mitgeteilten Untersuchungsresultate verschiedenartige Temperatur, verschiedenartige Reife etc. ausgeübt haben. Immerhin kann man jetzt schon sagen, namentlich wenn man *Anuren* und *Urodelen* miteinander vergleicht, daß bei *Amphibien* mit wachsendem Dottergehalt die Tendenz zunimmt, den vertikal verlaufenden Furchen größere Bedeutung einzuräumen. Dies kommt darin zum Ausdruck, daß die horizontalen Furchen verspätet auftreten, manche sogar ganz unterdrückt werden. Während bei *Anuren* diese Tendenz in der Regel erst bei der zweiten Horizontalfurche (der Latitudinalfurche) sich geltend macht und auch da nur bei einem Teil der Eier, betrifft sie bei den *Urodelen* schon sehr häufig die erste Horizontalfurche, die Aequatorialfurche. Außerordentlich deutlich wird die Erscheinung, wenn wir uns nunmehr zu den dotterreichsten bisher untersuchten *Urodelen*eiern, den Eiern von *Salamandra maculosa*, wenden.

Der Furchungsprozeß von *Salamandra maculosa* ist so eigentümlicher Natur, daß Leydig, allerdings nur auf Grund ungenügender Abbildungen Rusconi's, die Eier für meroblastisch halten konnte. Als dann später Kupffer (1879), Beneke (1880) und Grönroos (1895) fanden, daß das gesamte Ei geteilt werde, stellten sich gleichwohl viele Anklänge an die diskoidale Furchung von *Reptilien* und *Vögeln* heraus.

Wie wir gesehen haben, zeigt das befruchtete Ei sowohl bei Flächenansichten wie noch mehr auf Sagittalschnitten eine ziemlich scharfe Sonderung in eine gelbliche, dotterreiche Hauptmasse und eine

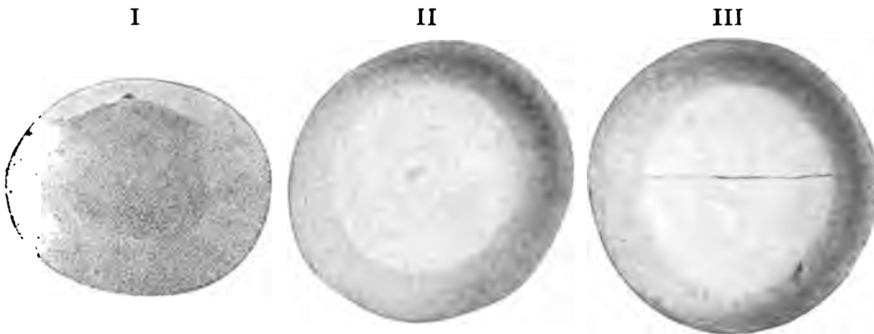


Fig. 212. Erste Entwickelung des Eies von Salamandra maculosa (nach GRÖNROOS). I Ei mit Furchungskern auf dem Längsschnitt. Keimscheibe und Dotter scharf abgesetzt. II Ein ähnliches Ei, vom oberen Pol aus gesehen. III Polansicht eines Eies mit erster Furche.

derselben am Hauptpol eingelagerte weißliche, vorwiegend protoplasmatische Scheibe. Die erste Meridionalfurche sondert zunächst die Scheibe in symmetrische Teile, greift aber dann auch auf den gelben Dotter über. Ehe sie noch den Gegenpol erreicht, ist schon senkrecht zu ihr die zweite Meridionalfurche aufgetreten; letztere kann so früh entwickelt werden, daß sie mit der ersten ein auf die weiße Scheibe beschränktes Kreuz bildet (BENEKE). Die Vereinigung der Meridionalfurchen am Gegenpol ist sehr variabel. Die erste Meridionalfurche wird in der Regel noch verhältnismäßig frühzeitig fertig gestellt und schneidet auch tief ein. Ehe aber sämtliche 4 unteren Enden der beiden Meridionalfurchen sich treffen, sind gewöhnlich schon weitere Furchensysteme zweiter und dritter Ordnung am Hauptpol aufgetreten. Die Vereinigung selbst erfolgt selten in Form einer Brechungsfurche, wie wir sie bisher kennen gelernt haben, meist entstehen sehr unregelmäßige Figuren.

Der nächste Furchungsschritt ist nur zu verstehen, wenn wir berücksichtigen, daß schon bei den Amphibien mit weniger dotterreichen Eiern die einzelnen Stücke der Aequatorialfurche eine Tendenz haben, sich unabhängig zu entwickeln und ferner in der Richtung von Vertikalfurchen abzulenken. So ist das offenbar in der Abbildung 213 A der Fall: von den 4 durch die ersten Meridionalfurchen erzeugten Segmenten haben 2 mittelst stark polarwärts verschobener Aequatorialfurchen 2 kleine Stücke am animalen Pol abgeschnürt; bei 2 anderen Stücken ist die Umformung der Aequatorialfurche in Vertikalfurchen eingetreten.

Nach den Abbildungen, welche GRÖNROOS gegeben hat, scheinen Abweichungen von der gewöhnlichen Furchungsnorm noch früher auftreten zu können. Die Furchung der beiden in den Figg. 213 B u. C abgebildeten Eier ist nur so zu verstehen, daß die erste Meridionalfurche (*II*) ungleiche Stücke voneinander trennte, daß die zweite Meridionalfurche (*I*) infolgedessen nur auf einer Seite (der in der Abbildung nach abwärts gewandten) sich in regelrechter Weise entwickelte und die Stücke *C*

und *D* lieferte, so daß ähnlich, wie es oben von ***Salamandrina perspicillata*** geschildert wurde, ein dreigeteiltes Ei resultierte, eine Erscheinung, welche bei der discoidalen Furchung sehr häufig ist. Dagegen unterblieb die

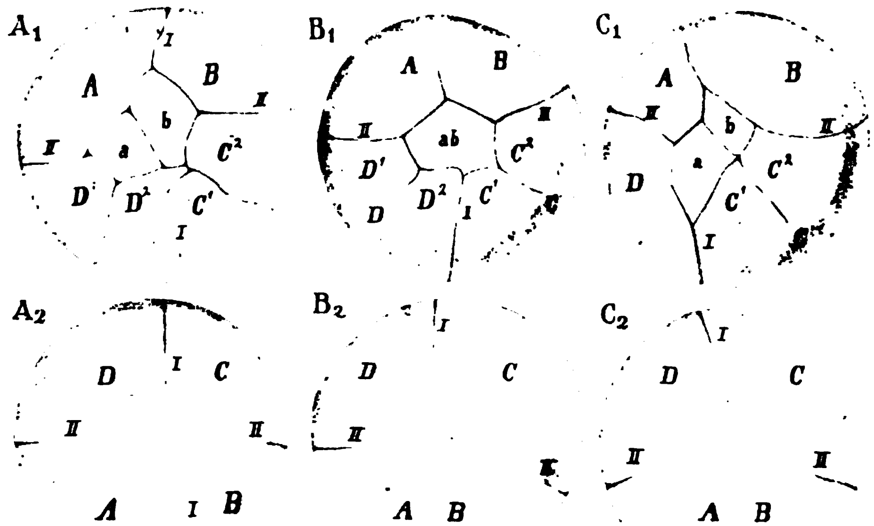


Fig. 213. Drei Furchungsstadien von Salamandra maculosa (nach Grönroos), in der oberen Reihe vom oberen, in der unteren Reihe vom unteren Pol aus betrachtet. A Von den 4 Quadranten *A*, *B*, *C*, *D* sind *A* und *B* durch Aequatorialfurchen in *a* und *A*, *b* und *B* geteilt, gleichzeitig *D* und *C* durch Vertikalfurchen in D^1, D^2 und C^1, C^2. B Zweite Meridionalfurche einseitig ausgebildet, ebenso in C. Wahrscheinlich sind die Figuren so zu deuten, daß I die zweite, II die erste Meridianfurche bezeichnet.

Trennung von *A* und *B* und schnürte dieses einheitliche Stück *AB* durch eine Aequatorialfurche das kleine Stück *ab* ab. Durch weitere meridionale Furchen wurden dann *A* und *B* gesondert und *D* in D^1 und D^2, *C* in C^1 und C^2 geteilt. Bei dem zweiten Ei ist dann noch *ab* in *a* und *b* geteilt.

Da somit schon während der 3 ersten Furchungsstadien die Eier des Feuersalamanders vom normalen Verlauf der Amphibienfurchung ganz erheblich abweichen, ist es begreiflich, daß in der Folge Bilder von einer geradezu verwirrenden Unregelmäßigkeit zustande kommen. Wollte man sie deuten, so müßte man im Zusammenhang verfolgt haben, wie sie entstanden sind. Das ist bisher nicht geschehen und wird auch in Zukunft auf Schwierigkeiten stoßen, da *S. maculosa* vivipar ist.

Die besprochenen Furchungsstadien der ***Amphibien*** haben zu einer Reihe von Streitfragen Veranlassung gegeben, auf die wir nunmehr eingehen müssen. Zunächst haben wir die Frage zu erörtern: *Was ist Ursache, daß die erste Furchungsebene, von welcher alle späteren Teilebenen in ihrer Anordnung bestimmt werden, unter normalen Verhältnissen eine ganz bestimmte Orientierung sowohl im Raum wie im Körper der Eizelle besitzt.*

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß *die senkrechte Stellung des ersten Furchungsmeridians die notwendige Folge der Einwirkung der Schwerkraft ist* (Pflüger). Denn

wenn man Froscheier nach der schon früher besprochenen PFLÜGERschen Methode (p. 538) oder zwischen zwei in geeignetem Abstand befestigten Objektträgern in Zwangslage kultiviert und das Präparat bald nach der Befruchtung in der Weise dreht, daß die hellere Sphäre ganz oder mit einem größeren oder kleineren Abschnitt dauernd nach aufwärts schaut, erfahren die Meridianfurchen keine der Drehung des Eies entsprechende Lageverschiebung im Raum, sondern werden nach wie vor vertikal angelegt. Demgemäß fällt der Kreuzungspunkt der beiden meridionalen Furchen nicht wie sonst annähernd mit dem Centrum des schwarzen Feldes zusammen, sondern mit dem höchsten Punkt des Eies, selbst wenn man das Ei so gedreht hatte, daß die Mitte des hellen Feldes nach oben zu liegen kam (PFLÜGER, BORN, ROUX, HERTWIG, O. SCHULTZE u. a.).

Wie haben wir uns nun diese Wirkungsweise der Schwerkraft vorzustellen? PFLÜGER (1883) nahm einen unmittelbaren Einfluß der Schwerkraft auf die Eisubstanz (ihre formativen Teile) an; diese sei anfänglich isotrop, d. h. nach allen Richtungen des Raumes gleichartig beschaffen; durch den andauernden Einfluß der Schwerkraft würden ihre Teilchen in der Richtung der Meridianebenen polarisiert und so der Unterschied von animalem oder Hauptpol und vegetativem oder Gegenpol hervorgerufen. Nach dieser Auffassung würde eine normale Entwickelung des Froscheies ohne die Einwirkung der Schwerkraft nicht möglich sein. Die Unhaltbarkeit dieser Auffassung der Schwerkraftwirkung suchte ROUX (1884) durch ein Experiment nachzuweisen, welches eine dauernde gleichgerichtete Einwirkung der Schwerkraft unmöglich machen sollte. ROUX befestigte Drahtkästchen, in welchen befruchtete Eier in feuchter Watte verpackt waren, auf einem vertikalen Rad, welches so langsam rotierte, daß die Einwirkung der Schwerkraft nicht durch die Wirkung der Centrifugalkraft ersetzt wurde, immerhin rasch genug, daß die Eier nach ROUX's Angaben nicht Zeit hatten, bei ihren durch die Umdrehung bedingten beständigen Lageveränderungen im Raum ihre Achsen in der Richtung der Schwerkraft einzustellen. In dem Moment, in welchem man behufs Kontrolle das Rad zum Stillstand brachte, fand ROUX in der That auch die Achsen der einzelnen Eier ganz verschieden gestellt. Obwohl somit die Richtung, in welcher die Schwerkraft auf das Ei wirkte, beständig wechselte und eine polarisierende Wirkung derselben aufgehoben war, entwickelten sich die Eier in normaler Weise, und zwar so, daß die erste Furche wie auch sonst in der pigmentierten Sphäre am Hauptpol begann.

Ein weiteres Experiment bestand darin, daß ein mit Eiern zur Hälfte gefülltes verschlossenes Röhrchen an einer Achse des Rades befestigt wurde. Dasselbe mußte bei der Rotation des Rades beim Passieren des höchsten Punktes genau die entgegengesetzte Stellung einnehmen wie beim Passieren des tiefsten Punktes. Die Eier mußten somit zweimal gestürzt und in ihrer Lagerung gestört werden. Auch diese Eier entwickelten sich normal.

Durch weitere Untersuchungen von BORN und O. HERTWIG wurde in überzeugender Weise nachgewiesen, daß die Einwirkung der Schwerkraft beim Froschei eine vermittelte sei und nur dadurch zur Geltung komme, daß das Amphibienei aus Substanzen von verschiedenem specifischem Gewicht bestehe, aus schwererem Nahrungsdotter und leichterem Bildungsdotter (Kern + Protoplasma). Wie im Kapitel über Eireife und Befruchtung auseinandergesetzt

wurde, sind beiderlei Substanzen am reifen befruchteten Ei, wenn auch nicht vollkommen, so doch schärfer als am unreifen Ei gesondert, und zwar so, daß die pigmentierte Seite den Kern und größere Mengen Protoplasma, die lichtere Seite mehr Nahrungsdotter enthält. Die pigmentierte Seite muß bei freier Beweglichkeit des Eies vermöge ihres geringeren specifischen Gewichtes stets nach aufwärts schauen; sie muß den Ausgangspunkt der Furchung abgeben, da hier die für die Teilung des Eies wichtigen Bestandteile, der Kern und die Hauptmasse des Protoplasma, liegen. Die Erscheinung, daß auch bei Eiern, welche in Zwangslage mit dem hellen Pol nach aufwärts fixiert werden, die Furche am oberen Pole, diesmal somit am helleren Pol auftritt, erklärt sich aus einer unter dem Einfluß der Schwerkraft sich vollziehenden inneren Umlagerung der Teile, welche ebenfalls oben schon besprochen wurde; sie ist Ursache, daß Kern und Protoplasma wieder an den oberen Eipol gelangen, wenn auch die Pigmentanordnung nicht in der alten Weise wiederhergestellt wird. Bei den Roux'schen Rotationsexperimenten wirkt die Schwerkraft nicht dauernd in der von Pflüger geforderten gleichgerichteten fördernden Weise, aber auch nicht dauernd in einer eine Umordnung der Teile bewirkenden Weise, wie bei ruhig stehenden, in abnormer Lage zwangsweise befestigten Eiern. So bleibt die einmal gegebene Anordnung erhalten, und die Teilung beginnt am pigmentierten Pol, weil er der kern- und protoplasmahaltige ist, wenn er auch vorübergehend infolge der Rotation nicht nach aufwärts schaut. Bei dieser Auffassung der Schwerkraftwirkung wird es begreiflich, daß sie bei dotterarmen Eiern anderer Tiere gar nicht zum Ausdruck kommt, und daß hier die ersten Teilfurchen auch unter normalen Verhältnissen mit der Vertikalen alle Winkel bilden können (O. Hertwig).

Durch die Experimente und Erwägungen von Born, Hertwig und Roux ist die Pflüger'sche Lehre von der polarisierenden Wirkung der Schwerkraft endgiltig widerlegt. Dagegen bleibt nach wie vor der Satz unanfechtbar, daß das Amphibienei vermöge seiner Zusammensetzung aus Teilen von verschiedener specifischer Schwere, die vermöge der Plasticität des Materials gegeneinander verschiebbar sind, von der Einwirkung der Schwerkraft in hohem Maße abhängig ist, daß die Schwerkraft auf seinen Entwickelungsgang einen großen Einfluß ausübt. Darüber, wie man sich im genaueren diesen Einfluß vorzustellen hat, ist eine lebhafte Kontroverse entstanden, bei welcher Roux das eine, Oscar Schultze das andere Extrem vertritt. Roux ist der Ansicht, daß ein Froschei sich ganz normal entwickeln würde, wenn man die Schwerkraftwirkung ganz ausschalten könnte. Das Ei würde dann aus eigenem inneren Antrieb alle die zur Entwickelung nötigen Materialumlagerungen bewirken; der gesamte Entwickelungsgang des Eies beruhe auf „Selbstdifferenzierung“.

O. Schultze (1894, 1899, 1900) dagegen ist der Ansicht, daß ohne die Einwirkung der Schwerkraft eine normale Entwickelung nicht möglich sei. Sie ist nötig, „um die durch die Lebensvorgänge im Eierstock bedingte Struktur des befruchteten Eies zu erhalten“. Aus Schultze's Darstellung ist ferner zu entnehmen, daß er die Einwirkung der Schwerkraft für nötig hält, um die mit Verlagerung des Schwerpunktes einhergehenden und daher zu Rotationen der gesamten Eikugel führenden Zellverschiebungen bei der Gastrulation zu ermöglichen.

Welche Vorstellungen sich O. Schultze von der Art der Schwerkraftwirkung macht, ist, wie das schon von anderen Forschern hervor-

gehoben wurde, nicht recht klar. Er knüpft mit seinen Ausführungen an die Arbeiten PFLÜGER's und an die Lehre von SACHS über die Barymorphosen bei den Pflanzen an. Daraus könnte man schließen, daß der Verfasser an einen unmittelbaren Einfluß auf die den Entwickelungsgang bestimmenden aktiven Bestandteile, Kern und Protoplasma, denkt. Seine Ausführungen im einzelnen würden sich dagegen sehr gut mit der Anschauung vertragen, daß, wie es oben auseinandergesetzt wurde, der Einfluß der Schwerkraft nur durch die Anwesenheit des schweren Dotters bedingt würde, daß die richtige Anordnung und Umlagerung desselben nur durch die unterstützende Wirkung der Schwerkraft ermöglicht werde. Im letzteren Falle würde sich seine Anschauung mit der Anschauung O. HERTWIG's decken.

Zur Verteidigung ihrer Ansicht berufen sich sowohl ROUX wie SCHULTZE auf Experimente. Die Experimente ROUX's haben wir schon kennen gelernt. Es fragt sich: ist bei denselben in der That jegliche Wirkung der Schwerkraft aufgehoben? Von verschiedenen Forschern [KEIBEL (1902), MORGAN (1901, 1902)], auch von solchen, die sachlich mit ROUX übereinstimmen (KATHARINER), wird diese Frage, und zwar mit Recht, verneint. Da das die Eier tragende Rad in einer bestimmten Ebene rotiert, so würde zunächst kein Grund vorliegen, daß eine etwaige symmetrische Beschaffenheit des Eies aufgehoben würde; es würde vielmehr zu erwarten sein, daß das Ei sich mit seiner Symmetrieebene in die Rotationsebene des Rades einstelle. Auch muß in einem Teile des Umganges, welcher je nach dem Ort, an dem man die Rotation beginnt, ein verschiedener sein würde, die Schwerkraft in normaler oder nahezu normaler Richtung wirken. In dem anderen Teile des Umganges wird aber die nunmehr entgegengesetzte Wirkung nicht zur vollen Geltung kommen, weil das in seinen Hüllen frei bewegliche Ei etwas seine Einstellung verändern wird, wenn ihm auch die Zeit fehlen wird, eine völlig normale Einstellung zu erzielen. Am wenigsten wird das bei den sogenannteu „Ueberschlagseiern" der Fall sein. Aber auch hier wird sicherlich ein Rest normal wirkenden Schwerkrafteffekts übrig bleiben.

Unter diesen Verhältnissen beschloß KATHARINER (1901, 1902), einen anderen Weg des Experimentierens einzuschlagen; er ließ die Eier durch einen starken in das Wasser eingepumpten Luftstrom beständig herumwirbeln. In ähnlicher Weise experimentierte MORGAN (1902). Die Versuchsanordnung beider Forscher stimmt im Prinzip mit einem auch von ROUX angestellten Experiment überein, nur daß ROUX zum Herumwirbeln der Eier einen Wasserstrahl benutzte. Die Eier entwickelten sich in allen diesen Fällen normal, nur in dem bewegten Wasser langsamer, was KATHARINER auf Rechnung der durch stärkere Verdunstung bewirkten Abkühlung zurückführt. Ob indessen bei dem regellosen Herumstrudeln die Eier in der That so sehr ihre Stellung zur Richtung der normalen Schwerkraftwirkung verändern, daß letztere jedes Einflusses beraubt würde, muß abermals fraglich erscheinen. Und so kann man wohl mit MOSZKOWSKI sagen, daß durch keines der genannten Experimente ein zwingender Beweis für die ROUX'sche Ansicht erbracht ist.

Das Gleiche gilt aber noch in höherem Maße von den Gegenbeweisen, welche die Notwendigkeit des richtenden Einflusses der Schwere darthun sollten. Hierbei kommen besonders zwei Experimente O. SCHULTZE's in Betracht. O. SCHULTZE befestigte Eier in normaler Stellung in vollkommener, jede Rotation verhindernder Zwangslage.

Die erste Zeit ging die Entwickelung normal vor sich, später aber, wenn die Gastrulation kommen sollte, trat „Dotterdurchbruch“ ein: am unteren Pol verloren sich die Zellgrenzen, indem die Furchungskugeln untereinander verschmolzen, und der schwere Nahrungsdotter die unpigmentierte Plasmarinde des Eies durchbrach. Schultze deutet den Versuch in der Weise, daß bei beginnender Gastrulation Lageverschiebungen des Zellmaterials eintreten müssen, welche nur eintreten können, wenn die Eier sich unbehindert dem richtenden Einfluß der Schwerkraft anpassen können. Thatsächlich handelt es sich aber beim Experiment nicht um eine Ausschaltung der normalen Wirkung der Schwerkraft, sondern um Verwendung der Schwerkraft in abnormer, schädigender Weise. Lageveränderungen, welche sich im Ei vollziehen sollten, werden unmöglich gemacht, weil der schwere Nahrungsdotter in seiner ursprünglichen Stellung durch die Schwerkraft festgehalten wird.

Noch klarer ist es beim zweiten Experiment, daß hier nur der Nachweis gebracht ist, daß die Verwendung der Schwerkraft in abnormer Weise die Eier schädigt, wodurch natürlich ihre Notwendigkeit für eine normale Entwickelung nicht erwiesen ist. Dieser Einwurf ist daher auch von den verschiedensten Seiten schon gemacht worden (Boveri, Roux, Kathariner, Moszkowski). Schultze ließ Eier, in Zwangslage befestigt, an einem Klinostaten (einem senkrecht sich umdrehenden Rad) so langsam rotieren, daß innerhalb 4 Stunden eine Umdrehung beendet wurde. Die Eier verfärbten sich grau und starben sehr frühzeitig ab. Dieses Resultat ist nicht wunderbar. Denn indem die Schwerkraft auf die Gruppierung der im Ei verteilten ungleich schweren Massen in beständig wechselnder Richtung wirkte, mußte ein völliges Durcheinanderrühren der Teile bewirkt und somit jede Entwickelung unmöglich gemacht werden. Und so kommen wir zum Endresultat, daß die vielen angestellten Experimente und die an sie geknüpften Erörterungen und scharfen Polemiken zu keinem bestimmten Entscheid geführt haben, außer dem einen, daß ein polarisierender Einfluß auf die aktiven Zellbestandteile im Sinne Pflüger's nicht angenommen werden kann. Da im Ei Substanzen von verschiedener specifischer Schwere enthalten sind, so gewinnt die Schwerkraft Einfluß auf ihre Anordnung und ihre Umlagerungen. Ob aber die Schwerkraft für diese Prozesse nötig ist, ob das Ei in einem der Schwerkraftswirkung entzogenen Raum die specifischen Anordnungen und Umlagerungen nicht aus sich heraus bewirken könnte, ist unentschieden, freilich auch eine Frage von untergeordneter Bedeutung, da es sich im besten Falle nur um Anpassungserscheinungen dotterreicher, telolecithaler Eier, nicht um ein das Organische beherrschendes Fundamentalprinzip handeln würde.

Indem durch die Einwirkung der Schwerkraft eine bestimmte Einstellung des Eies und unter Umständen sogar eine der Schwerkraftswirkung conforme Umgruppierung seiner Bestandteile herbeigeführt wird, der Art, daß die specifisch leichteren Substanzen nach aufwärts (animaler oder Hauptpol), die schweren nach abwärts gewandt sind (vegetativer oder Gegenpol), ist ein bestimmter Durchmesser des Eies als Furchungsachse festgelegt. Durch die Furchungsachse sind aber zunächst zahllose Teilungsmeridiane möglich. Und so fragt sich weiter: welche Momente entscheiden über den thatsächlich zur Verwendung kommenden Meridian? Ist es der Zufall, oder ist es eine konstante, bilateral symmetrische Struktur des Eies? Im letzteren Falle wäre dann weiter zu ent-

scheiden, ob diese bilaterale Symmetrie schon vor der Befruchtung vorhanden ist oder erst durch das Eindringen des Spermatozoons hervorgerufen wird.

Durch Beobachtung läßt sich mit Sicherheit ausschließen, daß die Reifungsvorgänge irgendwelchen bestimmenden Einfluß ausüben. Der Ort, an welchem die Richtungskörper gebildet werden, ist bei Froscheiern noch lange Zeit nach der Befruchtung an der Fovea germinativa zu erkennen. Diese aber hat ein sehr wechselndes Lageverhältnis zur ersten Teilfurche, indem sie bei manchen Eiern in verschiedener Weise von der Furche durchschnitten wird, bei anderen Eiern abseits von ihr liegt. Nach Roux (1887) wird die Lage der ersten Meridionalfurche durch die Befruchtung bestimmt, und zwar soll der erste Furchungsmeridian, wie schon oben kurz angedeutet wurde (p. 510) einmal durch die Eimitte, zweitens durch die Kopulationsbahn des Spermatozoons verlaufen. Die Berechtigung dieses Satzes, welcher durch Beobachtungen Wilson's am Seeigelei, also an einem ganz anderen Objekt, eine kräftige Stütze erfährt, läßt sich bis zu einem gewissen Grad von Sicherheit durch direkte Beobachtung kontrollieren, da der Weg des eindringenden Spermatozoons im Ei durch eine Pigmentstraße bezeichnet wird, welche sich noch lange Zeit während der Eifurchung erkennen läßt. In der That sind Roux (1887) und Schultze (1899c) zu dem Resultat gekommen, daß bei Eiern, welche in der Richtung der beginnenden Meridianfurche geschnitten wurden, die Pigmentstraße der Kopulationsbahn in den dem Furchungsmeridian entsprechenden Schnitten enthalten war. Ja, selbst auf vorgerückten Blastulastadien soll die Pigmentbahn des Spermatozoons, nunmehr auf viele Zellen verteilt, noch erkennbar sein und in die Symmetrieebene der Blastula fallen, welche ihrerseits wieder mit der ersten Furchungsebene identisch sei (O. Schultze). Andere Forscher bestreiten die allgemeine Giltigkeit dieser Angaben: es soll die Pigmentstraße des Spermatozoons die Furchungsebene kreuzen können; auch sei der Endabschnitt der Bahn eine diffuse Pigmentmasse, an der man keine bestimmte Richtung erkennen könne; ferner verlaufe der letzte Teil des Weges des Spermakernes außerhalb der Pigmentstraße, so daß die Richtung derselben keinen Schluß auf die Richtung, in welcher Ei- und Spermakern zusammenstoßen, gestatte (Michaelis 1897*). Aber auch wenn wir die Allgemeingiltigkeit der von Roux und Schultze gemachten Angaben einräumen, so würde dadurch der bestimmende Einfluß der Befruchtung noch nicht erwiesen sein. Es wäre sehr wohl denkbar, daß die Koincidenz der Ebene der Kopulationsbahn und der Furchungsebene durch einen dritten Faktor bestimmt ist, die bilateral symmetrische Struktur der Eizelle. Eine der Befruchtung vorausgehende bilaterale Symmetrie des Eies ist für *Rana esculenta* bekannt, noch auffälliger ist sie bei den etwas langgestreckten Eiern der *Tritonen*. Da bei letzteren die erste Furche fast stets senkrecht zur Längsachse durchschneidet, ist ihre Lage schon vor der Befruchtung bestimmt. Unter diesen Verhältnissen ist es von der größten Wichtigkeit, die Resultate der sogenannten „lokalisierten Befruchtung“, welche Newport und Roux bei Fröschen ausgeführt haben, erneut auf ihre Beweiskraft hin zu prüfen und die Methode auch an anderen Objekten zu erproben. Die genannten Autoren impften, wie in dem Kapitel „über Befruchtung“ auseinandergesetzt wurde, mit einer Glaskanüle Samen bis in die nächste Nachbarschaft des in normaler Lage fixierten

Eies in die Gallerte ein und glaubten damit die Eintrittsstelle des Spermatozoons lokalisiert zu haben. Die erste Furche soll dann stets in der Richtung nach dem Ort der lokalisierten Befruchtung verlaufen; es sei damit dem Experimentator ermöglicht, durch die Wahl des Befruchtungsmeridians die Lage der Furchungsebene im voraus zu bestimmen. Indessen selbst für den Fall, daß dieses Ergebnis vollkommen sichergestellt sein sollte, so würde nicht erwiesen sein, daß die Befruchtung als solche es ist, welche das Ergebnis bewirkt und nicht vielmehr mit dem Experiment verbundene Begleiterscheinungen. Es wäre sehr gut denkbar, wie Moszkowski (1901, 1902) annimmt, daß die Art des Experimentierens eine Neigung der Eiachse nach der Impfstelle verursacht und dadurch dem um diese Zeit noch in Zwangslage befindlichen Ei einen „Strömungsmeridian" (Born) aufnötigt, welcher Befruchtungsebene und Symmetrieebene gemeinsam bestimmt (vgl. p. 541).

Außer dem Impfverfahren bediente sich Roux noch zweier anderer Methoden. 1) Er schnitt in einem bestimmten Meridian die Gallerte mit einer Scheere ein und übertrug mittelst eines Pinsels Sperma in den Grund der Furche. 2) Er legte einen Seidenfaden auf die Gallerte eines senkrecht mit der Axe fixierten Eies, so daß er in einem Meridian nahe zum schwarzen Pol reichte; der Faden wurde dann mit Samen befeuchtet.

Wie schon früher gelegentlich allgemeiner Erörterungen auseinandergesetzt wurde, ist die Frage, ob der Furchungsmeridian durch die Befruchtung bestimmt werde, für die Evolutionstheorie von der allergrößten Bedeutung. Denn wenn durch die erste Teilung eine Sonderung in qualitativ verschiedene Teile herbeigeführt wird, so muß auf diesen für die gesamte Organogenese äußerst wichtigen Vorgang die männliche Geschlechtszelle den gleichen Einfluß ausüben wie die weibliche. Wir werden mit diesen Erwägungen auf eine zweite viel umstrittene Frage geführt, auf die Frage nach der Beziehung der Furchungsebenen zur Organisation des ausgebildeten Tieres. Bekanntlich haben die Eier der *Amphibien* im Streit der Epigenetiker und Neo-Evolutionisten eine wichtige Rolle gespielt und das am häufigsten verwandte Untersuchungsmaterial geliefert, als es zu entscheiden galt, ob das Ei durch die einzelnen Furchungsschritte in Teile von verschiedener Qualität zerlegt werde (Evolutionstheorie, Theorie der organbildenden Keimbezirke) oder in gleichartige Teile, deren späteres Schicksal durch die relative Lagerung im Keim bestimmt werde (Theorie der Epigenesis). Zunächst mußte durch Beobachtung festgestellt werden, ob ein gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen der Lage der Furchungsebenen und der späteren Anordnung der Organe nach den Hauptebenen des Tieres: Sagittalebene, Frontal- und Transversalebene existiert. Für *Anuren* hat sich herausgestellt, daß im allgemeinen die erste Furchungsebene in ihrer Lage der Symmetrieebene des ausgebildeten Tieres entspricht. Von den beiden Blastomeren liefert somit die eine vorwiegend das Material für die linke, die andere für die rechte Seite (Pflüger, Newport, Roux, O. Schultze u. a). Die zweite zur ersten Ebene und zur Horizontalebene senkrechte Furchung würde — so nahm man lange Zeit an — die cephale und caudale Region des Körpers sondern und somit eine Transversalebene sein. Nun läßt sich, wie oben gezeigt wurde, wenigstens im Ei unserer einheimischen Frösche schon am befruchteten Ei (vielleicht sogar schon am unbefruchteten) ein Unterschied nicht nur zwischen Links und Rechts, sondern auch zwischen

Vorn und Hinten erkennen. Die eine Seite des Eies ist dadurch charakterisiert, daß hier die Befruchtungsstelle gelegen ist, die andere dadurch, daß 1) die helle durch das graue Feld vergrößerte Sphäre höher hinaufreicht als am entgegengesetzten Ende, 2) die zweite Furche öfters nach ihr zu aus der Mitte heraus verschoben ist, was zur Folge hat, daß die dem betreffenden Ende angehörigen Blastomeren nicht nur auf dem Stadium der Vierteilung, sondern auch auf vorgerückten Blastulastadien kleiner sind als die genau entgegengesetzten. Welche von den beiden Seiten ist nun die caudale, welche die craniale? NEWPORT und O. SCHULTZE erklären die kleinzellige, durch das graue Feld charakterisierte Seite für die caudale, die Eiachse für dorso-ventral. ROUX (1883) vertrat ursprünglich die gleiche Auffassung, verließ dieselbe aber später (1887, 1888b) und behauptete, daß das caudale Ende im Sinne SCHULTZE's das craniale sei, daß, was dieser für dorsal erkläre, thatsächlich ventral liege. In den letzten Jahren hat noch eine dritte von KOPSCH (1900) zuerst geäußerte Ansicht Anhänger gefunden (H. V. WILSON, HELEN KING (vergl. Gastrulation) IKEDA 1902). Nach ihr würde die Furchungsachse mit der dorso-ventralen Mittellinie des Embryo einen Winkel beschreiben der Art, daß sie von caudal oben nach cranial unten verlaufen würde. SPEMANN (1902) geht auf Grund von Untersuchungen an Tritoneiern sogar noch weiter; nach ihm würde die Meridionalfurche der Anuren, welche ROUX und O. SCHULTZE übereinstimmend mit der Transversalebene identifizierten, die Frontalebene bezeichnen, so daß das durch sie gesonderte Material nicht cranialen und caudalen, sondern dorsalen und ventralen Teilen entsprechen würde. Diese Widersprüche hängen mit einer verschiedenen Auffassung des Gastrulationsvorganges zusammen, worüber erst in einem späteren Kapitel gesprochen werden kann.

ROUX folgert nun weiter, daß, wie durch die erste Meridionalfurche das Links und Rechts, durch die zweite das Vorn und Hinten bestimmt sei, so mit jeder weiteren Teilung ein bestimmtes Zellmaterial für ganz bestimmte Organe individualisiert werde, und nicht nur das Zellmaterial, sondern auch die für die betreffende Organbildung nötigen „gestaltenden und differenzierenden Kräfte“.

Genauere Untersuchungen haben die Tragweite dieser Verallgemeinerungen sehr abgeschwächt. ROUX (1887, 1894) kam selbst zum Resultat und wurde in dieser Ansicht von BATAILLON (1897) unterstützt, daß bei Eiern, welche sich im gepreßten Zustand (BORN 1893) oder in Zwangslage entwickeln, die erste Furchungsebene gewöhnlich zu der späteren Symmetrieebene senkrecht steht, also nach seiner Ansicht eine Transversalebene ist. ROUX deutet diese Erscheinung durch die Annahme, daß ein „Anachronismus“ der Furchen vorliege: jede der beiden Meridionalfurchen habe auch in diesen Fällen ihren typischen Charakter; nur der Zeitpunkt ihrer Entstehung könne abgeändert werden. Indessen dieser Annahme widersprechen die Untersuchungen PFLÜGER's (1883), O. HERTWIG's (1893) und BORN's (1894); denn diese Forscher fanden, daß bei gepreßten Eiern die erste Meridianfurche mit der späteren Symmetrieebene jeden beliebigen Winkel bilden könne. BORN fand bei seinem Material weiterhin, daß die Symmetrieebene des Embryo mit der Ebene des Strömungsmeridians des Eies zusammenfalle, d. h. mit der Ebene, welche bei Eiern, die in Zwangslage gehalten werden, die Richtung der Strömungen bezeichnet, welche die Umgruppierung der Eimaterialien von verschiedener Schwere konform der Einwirkung der Schwerkraft bewirken. Wenn bei Eiern,

die sich unter normalen Bedingungen entwickeln, die Symmetrieebene des Embryo auch mit der ersten Furchungsebene identisch ist, so hat das darin seinen Grund, daß die letztere dann ebenfalls vom Strömungsmeridian bestimmt wird. Wird diese Uebereinstimmung von Furchungs- und Strömungsmeridian aufgehoben, so ist der letztere für die Symmetrieebene maßgebend [1]).

Indessen ist es auch unter normalen Verhältnissen keineswegs ausgemacht, daß Symmetrieebene und Ebene der ersten Meridianfurche vollkommen zusammenfallen. Im Gegenteil!

Durch Verbesserung der Beobachtungsmethoden, welche das Lageverhältnis der Symmetrieebene des Embryo zur ersten Meridianfurche des Eies bestimmen lassen, kam Kopsch zu dem von Roux allerdings angefochtenen Resultat, daß nicht unbedeutende Abweichungen vorkommen können, welche bei den von ihm beobachteten Eiern von *R. temporaria* auf dem Gastrulastadium bis zu 63° betrugen. Dies Resultat steht in Uebereinstimmung mit den Beobachtungen, welche wir später bei *Teleostier*-Eiern kennen lernen werden. Dazu kommt ein zweites! Verfolgt man das Schicksal der ersten Teilfurche während der weiteren Stadien des Furchungsprozesses, so verliert sie sehr bald den Charakter einer glatt durchschneidenden Ebene, wie es die Symmetrieebene ist. Durch Bildung von Brechungsfurchen, durch ungleichen Verlauf der Teilung auf der einen oder anderen Seite treten Verschiebungen ein, so daß ursprünglich links gelegenes Material auf die rechte Seite zu liegen kommt und umgekehrt. In Würdigung dieser Verhältnisse haben die Anhänger der Evolutionstheorie sich zur Hilfshypothese von den „regulatorischen Kräften" entschließen müssen. Wenn linksseitiges Material auf die rechte Seite zu liegen kommt, wird sein Charakter umgeprägt. Unter dem Einfluß seiner neuen Umgebung verliert es seine „selbständige Differenzierung", vermöge deren es linksseitige Organe geliefert haben würde, und erzeugt infolge „abhängiger Differenzierung" rechtsseitige Organe, vielleicht sogar Organe von ganz anderem physiologischem Charakter. Noch schwieriger gestalten sich die Verhältnisse bei der zweiten Meridionalfurche. Wer in dem einen Quadrantenpaar die Anlage der vorderen, in dem anderen die Anlage der hinteren Körperhälfte erblickt, läßt die Verschiebungen außer acht, welche bei der Gastrulation entstehen und durch rotierende Bewegungen des Zellmaterials Ursache werden, daß Abkömmlinge der vorderen Blastomeren in die hintere Hälfte, der hinteren Blastomeren in die vordere Hälfte geraten (O. Hertwig, Kopsch).

Wenden wir uns von den ***Anuren*** zu den ***Urodelen***, so fanden Ebener (1895) und O. Hertwig (1893), daß die erste Teilungsebene, welche senkrecht zur längsten Achse des meist etwas ovalen Eies verläuft, in der Regel das „Vorn" und „Hinten" (rsp. „Craniodorsal" und „Ventrocaudal" Kopsch, „Dorsal" „Ventral" Spemann) trennt, während die Ebene der zweiten Teilung zur Sagittalebene des Embryo werde. Endres (1895) dagegen kam zum Resultat, daß die gleichen Ver-

1) Welchen geringen Einfluß die Lage der ersten Furchungsebene für sich allein auf die Orientierung des Keimes hat, wurde neuerdings von Boveri (cf. Litteratur p. 592 1891) für Seeigeleier bewiesen. Diese besitzen eine in einer bestimmten Pigmentverteilung zum Ausdruck kommende Polarität. Durch Deformierung des Eies kann man erzielen, daß die ersten Furchen „zur Eiachse jeden beliebigen Winkel einnehmen; die Polarität der Larve ist aber unter allen Umständen mit der des Eies identisch". Wie die Bilateralität der Amphibienlarve, so wird also auch die Polarität des Seeigelpluteus nicht von dem Furchungsrhythmus, sondern von der Struktur des Eies bestimmt.

hältnisse wie bei den ***Anuren*** herrschen, daß die erste Teilfurche in der Richtung der späteren Symmetrieebene durchschneidet, daß Ausnahmen von der Regel selten sind und gewöhnlich durch äußere Einflüsse hervorgerufen werden. SPEMANN's Ergebnisse (1901) vermitteln zwischen EBENER und HERTWIG einerseits, ENDRES andererseits, schließen sich aber mehr den ersteren an, indem sie lehren, daß die erste Meridianfurche häufiger (in $^2/_3$—$^3/_4$ aller Fälle) nicht mit der Sagittalebene zusammenfällt. SPEMANN beobachtete außerdem Fälle, in denen die erste Furche zwischen Transversal- und Sagittalebene eine vermittelnde Stellung einzunehmen schien.

Um die Befunde bei *Urodelen* mit denen bei ***Anuren*** in Einklang zu bringen, hat man abermals auf die Lehre vom „Anachronismus der Furchen" zurückgegriffen. Jede der beiden Meridionalfurchen habe bei beiden Amphibiengruppen in Bezug auf die spätere Organbildung den gleichen Charakter. Wie bei gepreßten *Anuren*-Eiern, so entstehe auch bei *Urodelen*-Eiern aus uns unbekannten Gründen in der Regel die zweite Furche zuerst. Diese Ansicht setzt voraus, daß es sich bei der Entwickelung der einzelnen bestimmt charakterisierten Teilfurchen um ein „Entweder-Oder" handle. Das trifft aber thatsächlich gar nicht zu. Vielmehr sind die hierbei ins Auge gefaßten Möglichkeiten nur zwei extreme, allerdings am häufigsten vorkommende Fälle, zwischen denen es die verschiedensten Uebergänge giebt (KOPSCH für *Anuren*, SPEMANN für *Urodelen*). Aus dieser Sachlage erwachsen der ROUX'schen Ansicht große Schwierigkeiten. Dieselben vergrößern sich, wenn man versucht, bei den enorm dotterreichen Eiern von *Salamandra maculosa* die Symmetrieebene des Embryo auf die ersten Furchungsebenen zurückzuführen. Wenn auch über diesen Punkt noch keine zusammenhängenden Beobachtungen vorliegen, so läßt doch die große Unregelmäßigkeit, welche häufig schon bei der Bildung der ersten Meridionalfurchen herrscht und zu einer auffälligen Asymmetrie der ersten Blastomeren führen kann, es jetzt schon aussichtslos erscheinen, einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen den ersten Meridionalfurchen und der Symmetrieebene des Embryo nachzuweisen. Noch hoffnungsloser würde der Versuch sein, auch in den dritten, vierten etc. Furchungsstadien nicht nur von *Salamandra*, sondern auch aller übrigen *Urodelen* ein typisches Geschehen zu erkennen. Das dritte Furchungsstadium bei den *Amphibien* kann durch eine Aequatorialfurche, oder durch meridionale oder durch vertikale Teilungen repräsentiert werden. Es können aber, wie besonders die *Urodelen* lehren, auch Mittelformen vorkommen. Zur Erläuterung dieser Verhältnisse habe ich für die Tritoneier durchgeführt, wie die einzelnen Stücke der Aequatorialfurche gleichsam die Tendenz besitzen, vom horizontalen zum vertikalen Verlauf abzulenken, und zwar häufig in den einzelnen Quadranten desselben Eies in ganz verschiedener Weise, so daß in einem Quadranten noch eine horizontale Furche, in einem zweiten eine schräg verlaufende Furche, in einem dritten und vierten vielleicht sogar eine vertikale Furche zustande kommen kann, was dann wieder die Anordnung der späteren Furchen in entscheidender Weise beeinflußt.

Wer ohne Voreingenommenheit alle diese Beobachtungen auf sein Urteil wirken läßt, wird zum Resultat kommen, daß zwischen Furchung und Furchungsprodukt ein notwendiger Zusammenhang besteht — das ist ja selbstverständlich — er wird aber diesen notwendigen Zusammenhang nicht so formulieren, daß jeder Furchungsschritt eine

ganz bestimmte Aufgabe in der qualitativen Sonderung des Keimmaterials zu erfüllen hat. Die Aufgabe des Furchungsprozesses ist vielmehr ausschließlich die Zerlegung des Eies in kleinere Stücke. Wie dies geschieht, ist für das normale Zustandekommen der Entwickelung von untergeordneter Bedeutung; es ist nur die Folge der in und außer dem Ei gegebenen Entwickelungsbedingungen. Verschiedene Masse und verschiedene Anordnung des Nahrungsdotters, wechselnde Temperatur und wechselnde chemische Beschaffenheit der Umgebung werden den Verlauf der Furchung modifizieren, ohne daß man ein Recht hat, von Abnormitäten zu sprechen. Und so entsteht die bunte Mannigfaltigkeit, welche wir oben kennen gelernt haben.

Experimentelle Untersuchungen. Eine noch größere Mannigfaltigkeit des Furchungsprozesses, als sie in der Natur existiert, kann durch künstliche Beeinflussung des Vorganges herbeigeführt werden. Wir werden hiermit auf die zweite Methode, welche benutzt worden ist, um über die morphologische Bedeutung des Furchungsprozesses in Klarheit zu kommen, übergeleitet, die experimentelle Untersuchung.

In sehr wirksamer Weise kann man den Furchungsprozeß durch Veränderung der Gestalt des Eies abändern. Namentlich bei telolecithalen Eiern, wie die Eier der *Amphibien* sind, werden dadurch tiefgreifende Veränderungen in der Massenverteilung von Protoplasma und Nahrungsdotter herbeigeführt, welche nach dem HERTWIG'schen Schema auch in der Anordnung der Teilfurchen zum Ausdruck kommen müssen. PFLÜGER (1884), ROUX (1883, 1894), O. HERTWIG (1893), BORN (1893, 1894*) und in der Neuzeit auch BATAILLON (1897) veränderten die Gestalt des Froscheies, indem sie die Eier zwischen Glasplatten zusammenpreßten, entweder in der Richtung der Hauptachse oder senkrecht zu derselben, indem sie sie ferner in enge Röhrchen einsaugten, die vertikal oder horizontal gestellt wurden. In keinem Fall wurde der Druck so stark gewählt, daß die Drehfähigkeit des Eies vollkommen aufgehoben gewesen wäre. Aus der Fülle der sich hierbei ergebenden Modifikationen können nur einige wenige, welche das Prinzip der Abänderung des Furchungstypus am klarsten erkennen lassen, ausgewählt werden.

Verkürzung der Eiachse durch Druck horizontal gestellter Glasplatten (Fig. A) oder zu enger Glasröhrchen (B) führte zu einer

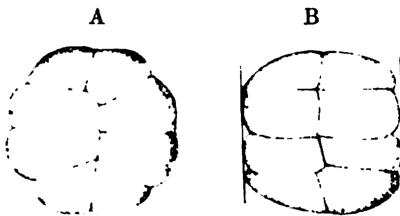


Fig. 214. Eier von Rana temporaria auf dem 3. Furchungsstadium, vom animalen Pol aus gesehen, A zwischen horizontal gestellten Glasplatten gepresst, B in ein horizontal gestelltes enges Rohr gesaugt. (Nach O. HERTWIG.)

scheibenförmigen oder cylinderischen Ausbreitung des Eies und demgemäß zu einem an die meroblastischen Eier der *Knochenfische* erinnernden Furchungstypus (Verspätung der Aequatorialfurchung). Es entstanden zunächst 2 gekreuzte Meridionalfurchen, von denen die erste bei Eiern in horizontalen Röhrchen stets senkrecht zur Röhrchenachse stand. Dann folgten 2 der ersten Meridionalfurche parallele Vertikalfurchen. Nachdem so 8 in zwei Reihen nebeneinander stehende Blastomeren geschaffen waren, trat die Aequatorialfurche auf.

Bei Pressung zwischen senkrechten Glasplatten und in senkrechten Röhrchen und dadurch bedingter Verlängerung der Eiachse wird umgekehrt die Aequatorialfurche verfrüht. Ich berücksichtige nur Eier, welche zwischen Glasplatten kultiviert wurden. Die erste Furche ist meridional, (Fig. 215 Ia), zeigt aber eine Tendenz zur Abweichung vom vertikalen Verlauf, so daß oft die beiden ersten Furchungskugeln ungleich sind (Fig. 215 II u. III). Die zweite Furche ist äquatorial (Ia), kann aber, wenn die erste Furche zur Schrägstellung abgelenkt ist, senkrecht zur ersten einfallend, auch einen schrägen Verlauf einschlagen, wodurch das Ei in eine kleinere, 2 mittlere und eine große Blastomere ab-

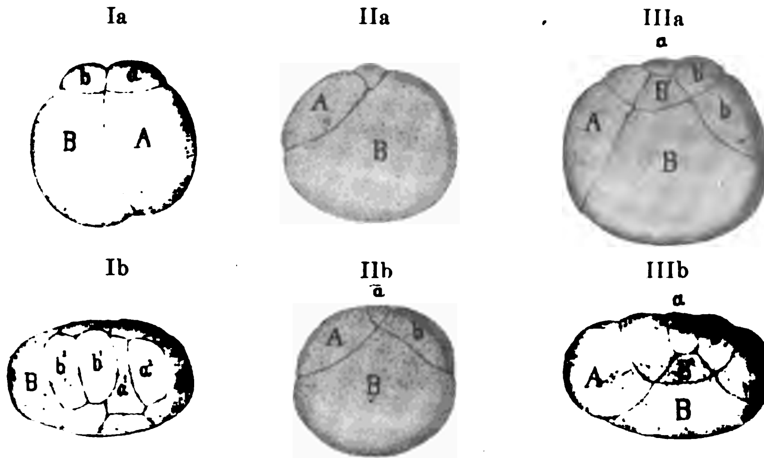


Fig. 215 I—III. Furchung von Froscheiern, welche zwischen senkrecht gestellten Platten gepreßt wurden. Ia Stadium der Vierteilung in seitlicher Ansicht. Ib Stadium der Achtteilung, vom animalen Pol gesehen. IIa und IIb beginnende und beendete Vierteilung bei schräg gestellter Meridionalfurche in seitlicher Ansicht. IIIa Achtteilung bei schräg gestellter Meridionalfurche in seitlicher Ansicht. IIIb dasselbe Ei, vom animalen Pol gesehen. (Nach O. Hertwig.)

geteilt wird (IIb). Sind die ersten 2 Furchen von der vertikalen und horizontalen Anordnung nur wenig abgewichen, so sind die nächsten Furchen wieder vertikal, aber nicht senkrecht zur ersten, sondern derselben parallel, d. h. eine zweite Meridionalfurche, nächst der ersten die konstanteste Furche im Teilungsprozeß des Eies, kommt gar nicht mehr zur Ausbildung (Ib). Noch komplizierter werden die Verhältnisse bei Schrägstellung der beiden ersten Furchen. Denn nun werden durch eine Furche, welche in ihrem Verlauf am meisten noch einer Aequatorialfurche verglichen werden könnte, die große und die beiden Blastomeren von mittlerer Größe in ungleiche Stücke geteilt (IIIa). Die kleinste polständige Blastomere wird durch eine Meridionalfurche in gleichwertige Stücke zerlegt (IIIb). Man sieht, daß man durch geeignete Anwendung des Druckes und der Schwerkraftwirkung und dadurch bedingte Veränderung der Dotteranordnung Furchungstypen, die vom Normalen völlig abweichen, ganz nach Belieben erzielen kann. Gleichwohl erhält man normale Larven wenn die Eier rechtzeitig aus ihrer Zwangslage befreit werden.

Dem Experimentator stehen noch eine Reihe weiterer Mittel zur Verfügung, um die Furchung des Froscheies abzuändern: es sei über dieselben hier nur mit wenigen Worten referiert, da sie ein untergeord-

netes Interesse besitzen. Ich beginne mit den Schwerkraftwirkungen oder Mechanomorphosen (O. Hertwig 1897, 1898*). Man kann die Wirkung der Schwerkraft durch die Wirkung der Centrifugalkraft ersetzen und letztere so sehr steigern, daß die Sonderung des schwereren Nahrungsdotters und des leichteren Protoplasma das Maß des Normalen überschreitet. Man kann so schließlich die Verhältnisse eines meroblastischen Eies erzielen: an einem Pol konzentriert sich das Protoplasma zu einer Art Keimscheibe, nach dem anderen Pol zu sammelt sich der Nahrungsdotter. Dann teilt sich nur die plasmatische Scheibe, während die aus Nahrungsdotter bestehende Hauptmasse des Eies ungeteilt bleibt. Nur in dem an die abgefurchte Scheibe angrenzenden Abschnitt des Dotters liegen Kerne, vergleichbar den Dotterkernen der Teleostiereier. Trotz dieser ganz enormen Abänderung des Furchungsprozesses entstehen Larven, die im vorderen Abschnitt im ganzen normal entwickelt sind. Nur das hintere Ende ist mißgebildet, weil hier die Dottermasse lagert, welche einem normalen Ablauf der Entwickelung ein mechanisches Hindernis in den Weg setzt.

Annäherung an den Furchungstypus meroblastischer Eier kann man auch durch anderweitige Schädigungen des Eies erzielen, wenn dieselben auf den mit Nahrungsdotter beladenen Abschnitt rascher wirken und dessen Abfurchung verhindern oder verlangsamen, während der protoplasmareichere Teil sich weiterentwickelt. Solche Schädigungen können durch chemische Agentien sowie durch Temperatureinflüsse hervorgerufen werden. Als schädlich wirkende Lösungen wurden Kochsalzlösung (Morgan 1893, O. Hertwig 1895), Zuckerlösung (Bataillon 1901), Lösungen von Lithionsalzen, Nicotin etc. (Gurwitsch 1896) benutzt. Bei der Wirkungsweise vieler dieser Stoffe ist an einen chemischen Einfluß sicher nicht zu denken. Wahrscheinlich hat Bataillon recht, welcher zur Erklärung osmotische Vorgänge heranzieht und die Herabsetzung der Lebensthätigkeit der Zelle auf Wasserentziehung (Anhydrisie) zurückführt; Bataillon fand, daß eine 10-proz. Zuckerlösung wie eine 1-proz. Kochsalzlösung wirkt, daß die Wirkungsweise in gleicher Weise bei Anwendung 9-proz., 8-proz. Zuckerlösung herabgesetzt wird, wie bei 0,9-proz., 0,8-proz. Kochsalzlösung. Er schließt, daß „isotone" Lösungen immer den gleichen Effekt haben. In anderen Fällen, wie z. B. bei den auch auf Seeigeleier einen ganz merkwürdigen Einfluß ausübenden Lithionsalzen (Herbst), muß wohl an einen specifischen Einfluß der Lösungen gedacht werden, zumal als die Schädigungen, welche während der Furchung hervorgerufen werden, je nach den angewandten Lösungen an verschiedenen Organen zum Ausdruck kommen (Gurwitsch). Eine völlige Unterdrückung der Teilung auf der vegetativen Seite, während am animalen Pol die Furchung fortschreitet, scheint durch die angewandten Lösungen nicht erzielt zu werden, nur eine Verlangsamung. So fand O. Hertwig bei Eiern, die in 0,3—0,8-proz. Kochsalzlösung kultiviert wurden, schon eine kleinzellige Masse am animalen Pol, zu einer Zeit, in der am vegetativen Pol 8 große Zellen lagen.

Ueber den Einfluß, welchen Temperaturveränderungen auf den Fortgang der Furchung ausüben, lauten die Angaben nicht vollkommen übereinstimmend. Sicher ist, daß Temperatursteigerungen über das gewöhnliche Maß zunächst den Entwickelungsgang beschleunigen, bis ein Grad erreicht wird, wo sich intensive Schädigungen bemerkbar machen (O. Hertwig 1898). Die schädigende Temperatur liegt für die im Sommer laichende *R. esculenta* höher (32—33° C) als für die im Frühjahr laichende *R. temporaria* (26°). Bei den genannten Temperaturen bleibt die

vegetative Seite nahezu oder völlig ungeteilt, die animale entwickelt sich dagegen rasch, ein Furchungstypus, der für einen Teil der Eier von *R. temporaria* schon mit 24° erreicht wird. Daß die Embryonen, welche sich aus derartigen pathologisch abgefurchten Eiern entwickelten, nicht normal waren, ist selbstverständlich. Abgesehen davon, daß die ungefurchte Dottermasse die als Spina bifida bekannte Mißbildung hervorrief, waren auch sonst vielfache Verkrüppelungen wahrnehmbar (O. HERTWIG).

Die Frage nach der Wirkungsweise der Kälte ist eine kompliziertere, sie wurde gleichzeitig von O. HERTWIG (1894, 1896) und O. SCHULTZE (1895) für dasselbe Objekt, die Eier von *R. temporaria*, geprüft. Beide fanden, daß man durch Kultur in Wasser von 0° den Entwickelungsprozeß zum Stillstand bringen kann und daß er von neuem anhebt, wenn man die Eier allmählich erwärmt. Nach O. SCHULTZE, der freilich keine Eier zur Zeit der Furchung, sondern auf dem Gastrulastadium benutzte, ist die auf die Abkühlung folgende Entwickelung eine völlig normale, selbst wenn sie 14 Tage lang durch Kälte sistiert worden war. O. HERTWIG dagegen, welcher frisch befruchtete Eier benutzte, fand, daß schon 24-stündige Abkühlung genüge, um Schädigungen hervorzurufen, er sucht (1898) diesen auffallenden Unterschied durch zwei Momente zu erklären: 1) daß die Eier auf verschiedenen Stadien der Entwickelung verschieden empfindlich sind, 2) daß die Abkühlung der von ihm benutzten Eier rascher erfolgt sei. Beide Vermutungen bedürfen der Prüfung. Denn man sollte eher erwarten, daß eine Hemmung der Entwickelung um so weniger schädlich wirken wird, je rascher sie einsetzt und je mehr daher unkoordinierte Entwickelungsprozesse von Kern und Plasma verhindert werden. Wenn Kern und Protoplasma gleichzeitig außer Thätigkeit gesetzt werden, liegt auch kein Grund vor, daß die Eier auf verschiedenen Stadien ein verschiedenes Reaktionsvermögen zeigen sollten.

Von der soeben besprochenen Wirkungsweise der Kälte ist sehr wohl eine zweite zu unterscheiden, wenn nämlich die Abkühlung nicht so bedeutend ist, daß sie die Entwickelung aufhebt, sondern nur eine Verlangsamung eintritt. Schon bei 1,0—2,5° C ist bei *R. temporaria* Entwickelung möglich, aber die Teilungen treten um viele Stunden später ein als normalerweise. Erst 12 Tage nach der Befruchtung beginnt die Gastrulation, und am 30. Tage ist noch der Urmund als kleiner weißer Punkt zu sehen (O. HERTWIG). Da bei solchen Kältehemmungen Kern und Protoplasma nicht gleichmäßig betroffen werden, so sind bei ihnen auf die Dauer Störungen der Entwickelung zu erwarten. In diesen Fällen wird auch der Zeitpunkt, in welchem die Kälteeinwirkung einsetzt, von Wichtigkeit werden; besonders muß in den Zeiten der Befruchtung nach allen unseren Erfahrungen die Entwickelungsverlangsamung das Ei sehr schädlich beeinflussen. O. HERTWIG (1898) hat denn auch in einem Fall frühzeitiger Kältewirkung erhebliche Störungen des Furchungsprozesses beobachtet: es unterblieb die Bildung der Furchungshöhle, und die Eier gingen ohne zu gastrulieren zu Grunde. In einem zweiten Fall, in welchem die Kältewirkung später begonnen und langsamer gesteigert wurde, so daß die Abkühlung auf 1,5° C erst auf dem Stadium der Zweiteilung erreicht wurde, war bis zum Gastrulastadium keine Schädigung bemerkbar.

Zu Resultaten, welche mit den hier mitgeteilten bei *R. temporaria* gewonnenen Befunden wenig übereinstimmen, kam CHIARUGI (1897) bei *Salamandrina perspicillata*. CHIARUGI brachte die Eier frühzeitig, kurz nach der Befruchtung oder zur Zeit der ersten Teilung, allmählich unter

den Einfluß von Temperaturen, welche die Entwickelung sistieren (— 1° = 0°). Wenn er dann durch allmähliche Erwärmung die Entwickelung wieder einleitete, blieben manche Eier ungeteilt, andere teilten sich abnorm, wenige normal. Der Prozentsatz der Eier, welche normale Larven gaben, war größer als der Prozentsatz der normal gefurchten Eier. Was aber besonders sich schwer mit den für *R. temporaria* gewonnenen Erfahrungen vereinigen läßt, war der Umstand, daß die Dauer der Entwickelungshemmung einen großen Einfluß ausübte, insofern von je 31 Eiern bei einer Kälteeinwirkung von 5—12 Stunden 24 sich zu normalen Embryonen entwickelten, bei einer Dauer von 21—28 Stunden nur 11.

Wie ungenügend die bisherigen Untersuchungen über die Einwirkung niederer Temperaturen auf die Entwickelung der Amphibieneier sind, geht am besten daraus hervor, daß O. Schultze bei Erneuerung seiner Untersuchungen (1899) zu ganz anderen Ergebnissen als früher gekommen ist: daß die Entwickelung durch Temperaturen von 0—1° C nicht zum Stillstand gebracht, sondern nur außerordentlich verlangsamt wird, daß Eier, welche unmittelbar nach der Befruchtung in Kälte kultiviert werden, bei dieser verlangsamten Entwickelung Störungen erfahren, welche jedoch wieder ausgeglichen werden, wenn die Kälteeinwirkung nicht über 14 Tage ausgedehnt wird. Wurden Blastulae (bis zu 5 Wochen) und Gastrulae der Kälteeinwirkung unterworfen, so entwickelten sie sich verlangsamt und normal weiter. Zu den betreffenden Versuchen hatte O. Schultze die gepaarten Frösche im Eisschrank aufbewahrt, um das Laichgeschäft hinauszuziehen. Es ist für den Verlauf des Experiments nun sicherlich nicht gleichgiltig, ob vor dem Versuch die Eier bei 0° oder 10 oder vielleicht sogar 15° gehalten wurden, ein Punkt, der offenbar bei allen Temperaturversuchen nicht die genügende Berücksichtigung erfahren hat und dessen Würdigung manche Widersprüche aufklären wird.

Wir haben bisher die vielen Modifikationen, welche der Furchungsprozeß bei den *Amphibien* in der Natur, sowie unter künstlich abgeänderten Bedingungen erkennen läßt, besprochen, um auf diesem Weg seine physiologische Bedeutung näher kennen zu lernen und auf den morphologischen Wert der Blastomeren Rückschlüsse zu machen. Letzteres Problem ist nun einer noch viel unmittelbareren experimentellen Prüfung zugängig, worauf wir jetzt noch einzugehen haben. Es ist das große Verdienst von Roux, die experimentelle Prüfung des den einzelnen Furchungskugeln der *Amphibien* zukommenden morphologischen Wertes zuerst in die Hand genommen zu haben. Später beteiligten sich an der Lösung der Frage Born, O. Hertwig, O. Schultze, Herlitzka, Morgan, Endres, Spemann, K. Ziegler (1902) u. a. Roux (1888) suchte zuerst zu entscheiden, was auf dem Stadium von zwei Blastomeren aus der einen Blastomere wird, wenn man die andere aus der Entwickelung ausschaltet. Da es ihm nicht gelang, die eine Blastomere durch Anstechen und Ausspülen ganz zu entfernen, ohne die andere zu schädigen, begnügte er sich damit, 1) durch Anstich einen Teil der Substanz der Furchungskugel zu entfernen, 2) sie durch Einstechen mit einer glühenden Nadel, wenn möglich ohne Schädigung ihres Partners, abzutöten. Substanzverluste auf dem Stadium der Zweiteilung oder auch noch später, selbst wenn dieselben $^1/_8$ des Eies ausmachten, vertrugen die Eier im allgemeinen gut; es entstanden normale, etwas verkleinerte Embryonen, bei denen häufig, aber keineswegs immer lokale Defekte bemerkbar waren. Dagegen entstanden interessante Bildungen, wenn nach Abtötung oder intensiver Schädigung einer Furchungskugel durch Hitze die zweite

erhalten blieb und sich weiterentwickelte. In besonders klaren Fällen bildete sich je nach der operierten Hälfte eine linke oder rechte Semimorula, später eine Semiblastula, Semigastrula und schließlich

Fig. 216. Fig. 217.

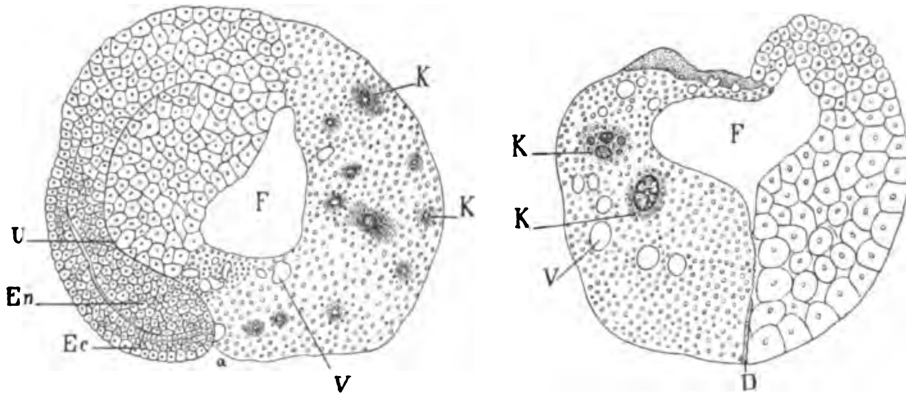


Fig. 216. Semigastrula lateralis, schräger Längsschnitt.
Fig. 217. Semiblastula verticalis, senkrechter Medianschnitt.
In beiden Figuren: *F* Furchungshöhle, *Ec* Ektoblast, *En* Entoblast, *U* Urdarm, *K* Kerne der operierten Hälfte, *V* Vakuolen. (Nach Roux.)

ein Hemiembryo, welcher nur eine Hälfte der Hirnblasen, eine Reihe von Urwirbeln, einen halben Urdarm und eine Chorda von halber Dicke ausbildete (Hemiembryo lateralis). Eine Weiterentwickelung bis zur Anlage des Gefäßsystems wurde nicht versucht. Lag bei dem operativen Eingriff ein „Anachronismus der Furchen" vor, und war die für die Transversalebene bestimmte Furche zuerst entstanden, oder war auf dem Vierzellenstadium operiert und dabei das vor resp. hinter der Querfurche gelegene Material zerstört worden, so ergab sich die „gleiche Selbständigkeit der Entwickelung auch der vorderen und der hinteren, resp. der beiden vorderen und der beiden hinteren Furchungskugeln und der Gesamtheit ihrer Derivate". Das kann nur so verstanden werden: es entstand, je nachdem die craniale oder die caudale Hälfte eines Embryo zerstört worden war, ein Hemiembryo anterior oder posterior, wobei die Existenz eines Hemiembryo posterior jedoch recht zweifelhaft ist. Roux spricht sich hierüber immer mit großer Reserve aus; was um so wichtiger ist, als alle anderen Experimentatoren behaupten, nie H. posteriores gesehen zu haben. Dagegen giebt er mit Bestimmtheit an, „nach Zerstörung von 3 der 4 ersten Furchungszellen Viertelgastrulae erhalten zu haben. Roux (1888, 1892) folgert aus seinen Befunden: „Jede der beiden ersten Furchungszellen enthält alle wesentlichen gestaltenden und differenzierenden Kräfte" für die betreffende Hälfte eines Embryo. Die Entwickelung „jeder der ersten Furchungszellen und des Komplexes ihrer Derivate" ist „Selbstdifferenzierung zu einem bestimmten Stück des Embryo", sie ist nicht eine „Folge der Zusammenwirkung aller Teile", keine „Folge differenzierender Wechselwirkungen". „Die Furchung scheidet den die **direkte** Entwickelung des Individuums

vollziehenden Teil des Zellleibs und besonders des Kernmaterials nach Qualität und Quantität in typischer Weise." „Die Entwickelung der Froschgastrula und des zunächst daraus hervorgehenden Embryo ist von der zweiten Furchung an eine Mosaikarbeit, und zwar aus mindestens vier vertikalen, sich selbständig entwickelnden Stücken."

Was nun den Zustand der von der Entwickelung ausgeschlossenen „operierten" Blastomere anlangt, so war sie auch auf vorgerückteren Stadien „nicht in Zellen zerlegt, noch mit normalen Kernen versehen"; auch waren in ihr „weder Organe noch Keimblätter regulär oder irregulär angelegt"; sie bestand „aus einer zum Teil blasig zersetzten Dottermasse", welche „mit weit über eine Zelle großen abnormen, in unregelmäßigen Gruppen zusammenliegenden, rot imbibierten Massen, event. abnormen Kernmassen durchsetzt war". So war es jedoch nur in wenigen ganz besonders typischen Fällen. In den meisten Fällen „war mit der Bildung eines linken oder rechten halben Embryo die Leistungsfähigkeit der unversehrten Eihälfte nicht erschöpft, sondern es war aus den speciellen Befunden zu schließen, daß von ihr aus, in vielen Fällen eine Ueberwanderung von Kernen und vielleicht auch anliegenden Protoplasmateilen (inkl. Centrosomen) in die anstoßende getötete Eihälfte stattfand; diese Kerne verteilten sich in der großen Dottermasse, und darauf erfolgte später eine Zerlegung der operierten Hälfte in Zellen, und zwar nicht wie bei der normalen Teilung eine Zerlegung der ganzen Massen zunächst in zwei annähernd gleich große Zellen und danach wiederum in je zwei entsprechend kleinere etc., sondern die Abgliederung erfolgte zugleich in kleinere Zellen wie bei der Nachfurchung Waldeyer's und der normalen Dotterfurchung H. Virchow's." Selten soll auch der „nicht vollkommen getötete ursprüngliche Kern der operierten Eihälfte einen wesentlichen Anteil an der nachträglichen Bekernung der operierten Eihälfte" genommen haben. „Häufig entwickelte sich die nachträglich bekernte und cellulierte Eihälfte ganz oder zum größeren Teile"; es trat eine „nachträgliche Ergänzung der ursprünglichen seitlichen Halbbildung zu einem vollkommenen Individuum", eine „Postgeneration", ein.

Bei der Postgeneration müssen die aus der Cellulation hervorgegangenen indifferenten Dotterzellen zu Keimblättern differenziert werden. Dies geschieht von den Punkten aus, wo die Keimblätter der normal entwickelten Hälfte mit freien seitlichen Rändern, einer „Unterbrechungsfläche", an die Dotterzellen anstoßen, und schreitet von hier aus in die cellulare Masse fort. Daraus geht hervor, daß die „für die normale Entwickelung denkbare Annahme, daß an typischen Orten immer typisches, zu bestimmter selbständiger Entwickelung befähigtes Material gelagert sei, und daß deshalb eine ordentliche Keimblattbildung vor sich gegangen sei, in diesem Falle nicht zulässig erscheinen kann. Sondern wir müssen schließen, daß die Ursache für diese typische Weiterbildung der Keimblätter der entwickelten Hälfte innerhalb der noch unentwickelten Eihälfte auf Kräften beruht, welche von den Blättern der entwickelten Hälfte ausgehen". Die Postgeneration beruht somit auf „abhängiger Differenzierung".

Als Vorläufer für die der Postgeneration vorausgehende Cellulation der operierten Eihälfte haben wir (abgesehen von den Teilungs-

vorgängen des ihr zugehörigen Kernes) die „Nucleimigration“, das Uebertreten von Kernen aus der sich entwickelnden Hälfte in die operierte, kennen gelernt. Roux unterscheidet noch zwei weitere Prozesse, die vielleicht auf Reorganisation der operierten Eihälfte hinarbeiten, von denen er es aber dahingestellt sein läßt, ob sie die Postgeneration einzuleiten vermögen: 1) das Ueberwandern ganzer Zellen (zweiter Modus), 2) die Umwachsung des geschädigten Materials durch Zellen der normalen Hälfte, welche sich über die Oberfläche der operierten Hälfte hinüberschieben (dritter Modus). Derartige Proliferationsprozesse spielen eine wichtige Rolle in den Fällen, in welchen die geschädigte Hälfte zur Anlage des Embryo überhaupt nicht benutzt wird und das Material der normalen Hälfte daher für sich allein schon einen vollkommenen Embryo erzeugt, welcher dann aber von halber Größe ist, (hemiooplastische Postgeneration).

Roux fand nämlich, daß in seltenen Fällen, namentlich dann, wenn durch Druck von außen die abgetötete Blastomere von der gesunden gelockert wurde, letztere einen Mikroholoblasten erzeugen konnte, d. h. eine vollkommene Larve, welche aber entsprechend dem geringeren, in ihren Körper einverleibten Zellmaterial kleiner war als normal. Indessen soll auch hier zunächst ein Hemiembryo gebildet werden, welcher erst sekundär das Fehlende neu bilde; selten soll diese Neubildung, welche ebenfalls Postgeneration genannt wird, schon auf dem Gastrulastadium, meist erst später, einsetzen. Es soll unmöglich sein zwischen den besprochenen verschiedenen Formen der Postgeneration eine Grenze zu ziehen.

Von großer Bedeutung für das Resultat aller Experimente, welche auf die Erzeugung von Hemiembryonen hinauslaufen, ist nach Roux die Zeit, in welcher man experimentiert. Am Anfang der Laichperiode soll die Postgenerationsfähigkeit der Eihälften eine sehr große sein und daher sehr frühzeitig in Wirksamkeit treten, so daß man die geringe Verspätung in der Entwickelung der operierten Hälfte leicht übersieht. Kurz vor Ende der Laichperiode tritt die Postgeneration erst ein, wenn der erste Medullarwulst schon ausgebildet ist. Am Ende der Laichperiode bleibt sowohl die Postgeneration aus, als auch stirbt die nicht operierte Eihälfte rasch ab.

Bei der Postgeneration liefern nach der Darstellung Roux's Zellen unter dem Zwang äußerer Verhältnisse Organe, für welche sie bei normalem Entwickelungsverlauf nicht bestimmt waren. Bei Operation der rechten Furchungskugel liefern Abkömmlinge der linken, welche ihrer Lage nach linksseitige Organe in der Nachbarschaft der Körperachse gebildet haben würden, lateral gelegene Teile der rechten Seite. Dies geschieht nach Roux durch Aktivierung des „Reserveidioplasma“, welches durch „erbgleiche Teilung“ aus dem Idioplasma der befruchteten Eizelle entstanden ist und daher die Fähigkeit zur Bildung jedweder Teile bewahrt hat; dagegen kommt das für die direkte Entwickelung bestimmte Idioplasma, welches, durch „erbungleiche Teilung“ entstanden, nur die Fähigkeit hat, Organe und Gewebe der linken Seite zu erzeugen, nicht zur Geltung (vergl. p. 585 u. f.).

Roux's Versuche sind wiederholt nachgemacht worden, aber mit verschiedenem Erfolg. Endres und Walther (1895, 1896) haben die Resultate Roux's in jeder Hinsicht bestätigt: daß sich bei Abtötung einer der beiden ersten Furchungskugeln die andere zu einem Hemiembryo entwickelt, welcher früher oder später durch Postgeneration ergänzt wird;

sie schließen sich auch in ihren theoretischen Auffassungen ROUX vollkommen an. Zu ganz entgegengesetzten Resultaten gelangte O. HERTWIG (1893). Derselbe benutzte zum Abtöten der einen Eihälfte nicht nur das Einstechen einer erhitzten Nadel, sondern auch die Einwirkung von Induktionsschlägen und eines starken, konstanten Stromes. Bei seinen Versuchen war stets ein Teil des Eimaterials vollkommen abgetötet und lag daher dauernd neben dem in Zellen abgefurchten Abschnitt, von ihm mehr oder minder scharf abgesetzt, wenn auch oft von ihm eine Strecke weit umwachsen. Frühzeitig trat eine Verlagerung beider Teile ein, die unverletzte Furchungskugel furchte sich ab und entwickelte eine Furchungshöhle; ihr Material erfuhr daher eine Auflockerung, wurde specifisch leichter und schob sich über den abgetöteten oder stark geschädigten Abschnitt; sie lagerte auf ihm wie die Keimscheibe eines meroblastischen Eies über dem Dotter. Niemals entstanden Halbgastrulae oder Halbembryonen. Stets legten sich linke und rechte Seite gleichzeitig an, wenn auch die der operierten Blastomere entsprechende Embryonalhälfte größere Defekte aufwies als die andere, weil das aus der Entwickelung ausgeschaltete Dottermaterial in ihre Entwickelung stärker eingriff. Am meisten beeinträchtigt erwies sich die ventrale Seite, besonders nach dem hinteren Ende der Larve zu. Oft kam es zu Befunden, welche an die Spina bifida erinnerten, indem linke und rechte Seite getrennt angelegt (ein linker und rechter Medullarwulst, eine linke und rechte Halbchorda) und durch eine breite Dottermasse an der Vereinigung verhindert wurden.



Fig. 218. Eier, bei denen eine Blastomere durch Hitze getötet worden war. Das Material derselben ist nach abwärts geglitten. Die gesunde Blastomere hat sich als Ganzbilduug weiter entwickelt, links bis zur Blastula (Querschnitt), rechts zur Gastrula (Längsschnitt). Nach O. HERTWIG.

Die auffallenden Unterschiede, welche zwischen den Angaben und Abbildungen von ROUX, WALTHER und ENDRES einerseits und O. HERTWIG andererseits bestehen, veranlaßten MORGAN (1897), die Experimente nachzumachen unter Benutzung einer Erfahrung O. SCHULTZE's, auf welche wir sogleich noch zu sprechen kommen werden, daß die Blastomeren eines zweigeteilten Eies sich zu Zwillingen oder Doppelmißbildungen entwickeln, wenn man das in Zwangslage befindliche Ei nach beendeter Zweiteilung mit dem hellen Pol nach aufwärts wendet. Von einer größeren Zahl zweigeteilter Eier, bei denen eine Blastomere abgetötet worden war, drehte er einen Teil mit dem hellen Pol nach aufwärts, den anderen Teil beließ er in seiner Stellung: erstere erfuhren infolge der Umdrehung die durch BORN's Untersuchungen zuerst genauer nachgewiesene Umgruppierung der Dottersubstanzen ihrer Blastomeren und entwickelten ganze Embryonen

von halber Größe im Sinne O. HERTWIG's (Hemiooholoblasten), letztere behielten ihre ursprüngliche Beschaffenheit bei und lieferten Halbbildungen im Sinne ROUX's.

Die neuesten Untersuchungen über die Entwickelung von Froscheiern, bei denen eine Furchungskugel getötet oder schwer geschädigt wurde, stammen von CURT ZIEGLER (1902). Derselbe verfolgte die Furchung, die Blastulation und Gastrulation sowie frühe Stadien der Embryonalentwickelung; er fand in der Regel auf allen Stadien Halbbildungen. Doch zeigen seine Figuren, vorausgesetzt, daß sie normal orientiert sind, öfters die von O. HERTWIG beschriebene Erscheinung, daß die eine Hälfte des Eies sich über die andere hinüberschiebt. Auch wurde öfters Spina bifida beobachtet.

Aus den mitgeteilten Arbeiten geht wohl mit Sicherheit hervor, daß in vielen Fällen sich eine der beiden Blastomeren eines zweigeteilten Froscheies zu einem Halbembryo entwickelt, wenn die andere getötet oder schwer geschädigt wird. Besonders mit Rücksicht auf die Angaben MORGAN's kann man wohl jetzt schon sagen, daß solche Halbbildungen immer dann eintreten werden, wenn die unverletzte Blastomere sowohl ihre Gestalt als auch ihre Stellung unverändert beibehält. Ist das nicht der Fall, so kann sie sich zu einem Ganzembryo von halber Größe und völlig normaler Beschaffenheit entwickeln, oder sie liefert einen pathologischen Ganzembryo, bei welchem das geschädigte Material in mehr oder minder die Entwickelung behindernder Weise in das gesunde Material eingefügt ist. Ein Hemiooholoblast wird entstehen, wenn die lebende Furchungskugel sich von der getöteten so völlig ablöst, daß sie die Möglichkeit hat, sich umzuformen und die Anordnung der Teile des ungefurchten Eies zu gewinnen. Dagegen wird ein geschädigter Ganzembryo sich bilden, wenn die unverletzte Blastomere zwar eine Umgruppierung ihrer Dotterbestandteile erfährt, aber im übrigen an die operierte Blastomere angefügt bleibt, wie es beim Abgleiten der letzteren unter die erstere eintritt. Alles das sind Verhältnisse, die mit der in der Einleitung auseinandergesetzten Auffassung vollkommen harmonieren, daß eine Furchungskugel an und für sich „totipotent“ ist, daß sie aber eine bestimmte, ihr durch vorhergegangene Teilungsprozesse aufgenötigte Entwickelungsrichtung beibehält, solange die Anordnung von Kern und Protoplasma erhalten bleibt, welche aus der vorangegangenen Teilung resultiert. Voraussichtlich würde eine jede Furchungskugel für sich einen Halbembryo entwickeln, und nicht, wie O. HERTWIG annimmt, einen Ganzembryo von halber Größe, wenn es möglich wäre, zwischen beide Furchungskugeln eine isolierende Scheidewand einzuziehen. Denn jede Furchungskugel würde auch dann ihre auf Halbbildung eingestellte Anordnung der Teile beibehalten, obwohl sie von ihrer Nachbarin im übrigen nicht mehr würde beeinflußt werden können. Und so sprechen die Ergebnisse der referierten Experimente gegen die Evolutionstheorie, zu deren Gunsten sie von Haus aus angestellt wurden.

Wie steht es nun mit der Lehre von der Postgeneration?

Wer die Darstellung ROUX's kritisch liest, wird zu dem Resultat kommen, daß dieselbe auf einem sehr unsicheren Fundament aufgebaut ist und daß es unzulässig ist, es als eine „Thatsache“ zu bezeichnen, „daß von der auf dem Wege der Selbstdifferenzierung primär gebildeten

Hälfte des Embryo aus die fehlende Hälfte durch abhängige Differenzierung aus einem selbst nicht differenzierungsfähigen Eimaterial nachgebildet werden kann". Wie es sich von selbst versteht, wurden die einzelnen die Postgeneration vorbereitenden und bewirkenden Vorgänge nicht direkt beobachtet, sondern ihre Existenz aus einer Reihe aufeinanderfolgender abgetöteter Stadien erschlossen. Wenn nun schon bei normalen Entwickelungsprozessen derartige Schlüsse leicht zu Irrtümern führen, um wie viel mehr muß diese Gefahr bei Vorgängen vorliegen, welche außerhalb des Rahmens normaler Entwickelung verlaufen, zumal wenn sie durch Eingriffe verursacht werden, welche in ihrer Wirkungsintensität so wenig genau bemessen werden können, wie es bei den Roux'schen Experimenten zutrifft.

Doppelte Vorsicht in der Beurteilung ist aber geboten, wenn Vorgänge, wie die „Nucleimigration", angenommen werden, welche von vornherein höchst unwahrscheinlich sind, weil sie unseren übrigen Erfahrungen nicht entsprechen. So weit sind wir in unseren Kenntnissen vom Zellenleben vorgeschritten, daß wir es als undenkbar bezeichnen können, daß ein Kern aus lebendem Protoplasma in totes Material überwandere und dasselbe belebe. Mit Recht haben sich daher O. Hertwig und C. Ziegler, gestützt auf eigene Präparate, gegen die Annahme der „Nucleimigration" gewendet. Die einzige Möglichkeit, in welcher Kerne aus der nichtoperierten Eihälfte in die operierte hineingelangen können, wäre die von O. Hertwig in Betracht gezogene: daß infolge des schädigenden Eingriffs die beiden Blastomeren und ihre Abkömmlinge lange Zeit durch eine Brücke verbunden bleiben, daß bei der fortschreitenden Teilung der gesunden Seite vielfach Kernteilungen ohne Protoplasmateilungen zustande kommen und so schließlich auch Kerne in die verbindende Brücke hineingeraten. Aber es ist ganz undenkbar oder wenigstens höchst unwahrscheinlich, daß in dieser Weise so viele Kerne in die operierte Hälfte hineingelangen könnten, wie Roux für seine nachträgliche Cellulation nötig hat. Und so kommen Hertwig und Ziegler zum Resultat, daß die meisten Kerne, welche man später in der operierten Eihälfte findet, Abkömmlinge des der Eihälfte von Haus aus zugehörigen Kernes sind. Die Hälfte ist bei den Roux'schen Versuchen nicht getötet, sondern nur in verschiedenem Grade durch die Hitze geschädigt worden. Eine geschädigte Blastomere kann sich aber erholen und weiterentwickeln. So muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die sogenannte Postgeneration nur ein verspätetes Eintreten der geschädigten Hälfte in die Entwickelung bedeutet. Der Eintritt wird früher gelingen und energischer sein an Stellen, welche von der Einstichstelle abseits liegen, d. h. meistens an den Enden des Eies, was gut mit den Angaben Roux's übereinstimmt.

Außer dieser verspäteten Entwickelung der geschädigten Eihälfte muß wohl noch angenommen werden, daß von der gesunden Seite aus proliferierende Zellen auf die operierte übertreten und eine Ueberhäutung derselben bewirken. Ob aber dabei eine Reorganisation des Dotters eintreten kann, bleibt fraglich, da gerade in diesen Fällen weder Roux noch Curt Ziegler, welche beide den Ueberhäutungsprozeß studiert haben, ein solche beobachten konnten.

Die Methode, eine der Blastomeren durch Abtöten aus der Entwickelung auszuschalten um so den formativen Wert der anderen zu bestimmen, ist, wie wir soeben gesehen haben, nicht einwandsfrei: erstens giebt sie keine Garantieen, daß die operierte Furchungskugel

in der That auch in allen ihren Teilen abgetötet ist und die übrig bleibende keine Schädigung erfahren hat; zweitens bleibt die operierte Furchungskugel in ihrer Form und Masse erhalten und übt einen bestimmenden Einfluß auf die Gestalt ihrer Nachbarin aus wie auch auf ihre Struktur (Gruppierung von Kern, Protoplasma und Nahrungsdotter). Solange die operierte Furchungskugel ihre Lagerung beibehält, entwickelt sich die überlebende unter ähnlichen Bedingungen wie die isolierte Blastomere eines zweigeteilten Ctenophoreneies, d. h. in einer auf Halbbildung eingestellten Struktur.

Viel sicherer würde es sein, beide Blastomeren durch Teilung oder Durchschnürung des Eies von einander völlig zu trennen. Hertwig versuchte daher, wenn auch nicht bei Froscheiern, so doch bei den hierfür besser geeigneten Eiern von *Tritonen* (*Molge cristata* und *M. taeniata*), zur Zeit der ersten Furche und in der Richtung derselben mit einem zu einer Schlinge zusammengelegten Seidenfaden die Sonderung zu bewirken. Der Versuch einer völligen Trennung mißlang; es glückte nur, eine mehr oder minder beträchtliche Einschnürung zu erzielen, welche aber nicht verhinderte, daß jede Blastomere sich weiter teilte, als ob die Einschnürung nicht erfolgt sei. Es trat die zweite Furche meridional, die dritte äquatorial auf. Daher entstanden auch keine Doppelbildungen. Die sich entwickelnden Embryonen waren so orientiert, daß ihre Symmetrieebene senkrecht zur ersten Furche stand, wie das bei *Tritonen* die Regel ist. Im übrigen unterschieden sie sich voneinander, indem bei einem Teile der Eier Chorda und Medullarrohr sich über das Areal der beiden ersten Furchungskugeln erstreckten, bei einem anderen Teile auf das Areal einer Furchungskugel beschränkt waren, während die von der anderen Furchungskugel ausgebildeten Zellen nur das Material für die Bauchgegend lieferten. Demnach würde die Furchungsebene in einem Falle cephale und caudale Teile, im anderen Falle Rücken und Bauchseite getrennt haben.

Glücklicher als O. Hertwig waren bei der Sonderung der beiden ersten Blastomeren des Tritoneies mittels eines durchschnürenden Fadens Endres (1895), Herlitzka (1895, 1897) und Spemann (1901, 1902). Zum Teil ist das günstigere Resultat dem Umstand zuzuschreiben, daß das Abschnüren vorsichtiger ausgeführt wurde, vielleicht auch in einem günstigeren Zeitpunkte. Denn es scheint, als ob in letzterer Hinsicht erhebliche Unterschiede existieren, als ob es am zweckmäßigsten ist, mit dem Anziehen des Fadens der aktiven Durchschnürung des Eies durch die erste Furche gleichsam zu folgen. Zum Teil wurde der Erfolg herbeigeführt durch die Kombination der Durchschnürungsmethode mit der Roux'schen Methode der heißen Nadel. Dabei wurde in einem Teil der Fälle die kurz vor dem Durchschneiden der Furche übrig bleibende Brücke versengt, so daß beide Blastomeren erhalten blieben; in anderen Fällen wurde nur eine Blastomere erhalten, die andere mit der heißen Nadel angestochen und zum teilweisen Ausfließen gebracht. Wenn nur eine Blastomere erhalten blieb, entwickelte sich dieselbe zu einer Larve, die, abgesehen von einigen Defekten, welche aber nicht auf eine Seite beschränkt blieben, wohlgebildet war. Wurden beide Blastomeren zu getrennter Fortentwickelung gebracht, so kam es vor, daß beide normale Larven lieferten; häufiger aber ereignete es sich, daß nur eine bis zur Larve heranwuchs während die andere sich zunächst weiterentwickelte, nach einiger Zeit aber — wahrscheinlich auf dem Gastrulastadium — die Fortbildung einstellte.

Spemann (1901) stellte die Hypothese auf, daß das verschiedene Resultat der obigen Versuche durch den Umstand bedingt werde, daß die erste Furchungsebene bei *Tritonen* in manchen Fällen in sagittaler, in anderen in transversaler — richtiger frontaler — Richtung durchschneide, daß bei der Durchschnürung daher bald linke und rechte, bald vordere und hintere — richtiger dorsale und ventrale — Blastomeren getrennt würden. Die linke und rechte Blastomere hätten gleiche prospektive Potenz und lieferten daher gleiche Produkte, zwei Mikroholoblasten. Dagegen hätte von den durch transversale Eifurchung gesonderten Blastomeren nur die obere die Fähigkeit zur Ganzbildung, nicht die untere, welche daher nur unvollkommene Embryonen zu liefern vermöge. Spemann verweist auch auf die Resultate Bataillon's bei *Petromyzon.* Wenn sich hier infolge Kochsalzwirkung aus einem Ei zwei Embryonen entwickeln (vergl. p. 599) so sollen nicht immer beide zu Larven werden, sondern ebenfalls einer der Embryonen häufig frühzeitig die Weiterentwickelung einstellen.

In allerletzter Zeit ist Spemann (1902) noch einmal auf das uns beschäftigende Problem in einer sehr umfangreichen Abhandlung zurückgekommen. In ihr wird in unzweideutiger Weise bewiesen, daß bei den früheren Experimenten, bei denen die beiden Blastomeren einen verschiedenen Grad der Entwickelung erreichten, in der That eine Durchschnürung in querer Richtung stattgefunden hatte, in einer Richtung, die nunmehr bestimmt als frontal (dorsale und ventrale Teile sondernd) bezeichnet wird. Spemann hatte Eier zur Zeit der ersten Furche und in der Richtung derselben mittelstark oder stark eingeschnürt (aber nicht durchschnürt!) und im eingeschnürten Zustand weiter gezüchtet. Bei starker Einschnürung kommt es schließlich auf dem Gastrulastadium sehr oft zu einer völligen Sonderung des Embryonalmaterials in einen oberen Teil, der sich zu einem Mikroholoblasten weiter entwickelt, und einen unteren Teil, welcher gastruliert und auch Mesoderm bildet, aber keine Medullarplatte, keine Urwirbel, keine Chorda erzeugt, ganz in der Weise wie nach früheren Untersuchungen sich die eine der beiden auf dem Stadium der Zweiteilung isolierten Blastomeren entwickelt. Wurde ein mittelstark geschnürtes Ei, welches sich aus eigenem Antrieb nicht in zwei Anlagen getrennt haben würde, auf dem Gastrulastadium vollkommen durchschnürt, so entstehen selten zwei Mikroholoblasten; meist ist die untere Embryonalhälfte verschiedengradig unvollkommen, gewöhnlich bringt sie es nur zu einer mit Mesodermanlage versehenen Gastrula. Auf Grund dieser Ergebnisse hält Spemann die verschiedene Potenz der durch Frontalteilung entstehenden Tritonblastomeren wenn auch nicht wie früher für bewiesen, so doch für höchst wahrscheinlich. Die ventrale Blastomere, resp. der abgeschnürte ventrale Teil des embryonalen Materials würde im Vergleich zu dem dorsalen totipotenten Teil eine beschränkte Potenz besitzen. Die Erscheinung daß die auf dem Gastrulastadium abgeschnürten unteren Stücke ab und zu einen völligen Mikroholoblasten erzeugen oder Zwischenformen zwischen ihm und einem unvollkommenen Entwickelungsprodukt, würde sich nach Spemann am wahrscheinlichsten aus geringen Variationen des Ortes der Abschnürung erklären, insofern in einzelnen Fällen ein größeres oder geringeres Quantum des totipotenten oberen Materials dem unteren beigefügt worden sei. Bei dieser Hypothese würde es nur wunderbar sein, daß bei Zerstörung einer Blastomere (Endres) immer gerade die totipotente Blastomere erhalten worden wäre.

Ich glaube, daß diese Erklärungsversuche Spemann's sich in falschen Bahnen bewegen. Spemann läßt ganz unberücksichtigt, daß eine an und

für sich totipotente Furchungskugel an der Realisierung ihrer Entwickelungsmöglichkeiten durch hemmende Einflüsse verhindert werden kann. Offenbar gehen solche hemmende, den Unterschied des Blastomeren erklärende Einflüsse vom Nahrungsdotter aus. Vielerlei spricht dafür, daß derselbe in der unteren Blastomere reichlicher ist. Erfolgt die Entwickelung des Eies unter starker Einschnürung, so tritt bei der Gastrulation, wie Spemann selbst auseinandersetzt, eine Aufstauung im Zellenmaterial ein; diese kann nur so erfolgen, daß dotterreiche Zellen in der unteren Hälfte, dotterärmere Zellen in der oberen Hälfte zurückgehalten werden. Die hierin gegebene Entwickelungshemmung kommt in Wegfall oder wird gemildert, wenn die Gastrulation unter mäßiger Einschnürung erfolgt und dann erst die untere Hälfte abgeschnürt wird. Daher die günstigen Resultate bei dieser zweiten Art des Experimentierens! Für die hier von mir vertretene Aequipotenz der beiden Blastomeren spricht die von Herlitzka beobachtete, von Endres allerdings bestrittene Erscheinung, daß beide Furchungskugeln sich in ganz derselben Weise furchen, nämlich beide nach Art eines eben befruchteten Eies auch in den Fällen, in denen die untere Kugel später in der Entwickelung nicht wesentlich über das Morula- und Gastrula-Stadium hinauskommt.

Einen dritten Weg zur Erforschung des morphologischen Werts der ersten Blastomeren beim Frosch betrat O. Schultze (1894), dessen Resultate später von Wetzel (1900) für das gleiche Objekt, von Chiarugi (1898) für *Salamandrina perspicillata* und von Tonkoff (1900) für Tritoneier in den Grundzügen bestätigt wurden; er brachte normal eingestellte Froscheier auf dem Stadium der Zweiteilung in Zwangslage durch Pressung zwischen zwei Glasplatten und drehte, nachdem so die Möglichkeit der Rückdrehung vollkommen ausgeschlossen war, das Präparat um 180°, so daß das helle Feld nach aufwärts schaute. Nach etwa 20 Stunden wurde die Zwangslage aufgehoben und das Ei der freien Entwickelung überlassen. Nach der Drehung trat die bekannte, durch Aufsteigen des Pigments bedingte Verfärbung des lichten Poles ein und die vom lichten Pol beginnende, im übrigen normale Furchung. Während viele Eier abstarben, entwickelten sich andere zu Doppelbildungen,

Fig. 219.



Fig. 220.



Fig. 221.



Fig. 219. Blastulastadium eines in Zwangslage auf dem Stadium der Zweiteilung um 180° gedrehten Eies von *Rana temporaria*. Ansicht von oben. Das helle Feld hat sich zu einem hellen Streifen in der Richtung der ersten Furche ausgezogen. Nach O. Schultze.

Fig. 220. Aus einem Ei hervorgegangene doppelte Embryonalanlage mit entgegengesetzt gerichteten Kopfteilen. Nach O. Schultze.

Fig. 221. Typischer Dicephalus, von O. Schultze aus einem Froschei gezüchtet, welches auf dem Stadium der Zweiteilung mit dem hellen Pol aufwärts gedreht worden war.

einmal sogar (Wetzel) zu einer Dreifachbildung. Häufig bildete sich auf dem Blastulastadium das immer noch lichter gefärbte obere Feld zu einem in der Richtung der ersten Furche ausgezogenen Streifen aus. In der Richtung desselben entstand später eine cirkuläre Gastrulationsfurche, und links und rechts von der Furche entwickelten sich die Medullarplatten. Die Art, wie die Doppelbildungen entstehen, ist sehr verschieden. Sehr häufig ist die Duplicitas anterior: die entlang der Gastrulationsfurche entwickelten Medullarfalten schließen sich zu einem einheitlichen Medullarrohr, welches aber am vorderen Ende in zwei Hirnanlagen ausläuft. So entstehen zwei Köpfe, von denen ein jeder sein Material nur aus dem Gebiet einer Blastomere bezogen haben kann. Selten kommt es vor, daß zwei Hirnwülste entstehen, die nach entgegengesetzten Richtungen schauen. Eine weitere Möglichkeit ist, daß jede Seite, sowohl die der Blastomere a wie die der Blastomere b je zwei halbe Embryonalanlagen erzeugt. Die vier Halbembryonen können dann in verschiedener Weise zur Bildung von Zwillingen verwachsen: 1) jedesmal $^1/_2$ a mit $^1/_2$ b oder 2) $^1/_2$ a mit $^1/_2$ a, $^1/_2$ b mit $^1/_2$ b. Je nachdem die Verwachsung in der einen oder anderen Weise vor sich geht, sind die Zwillinge mit ihren Rücken- oder ihren Bauchseiten verwachsen. Bei *Tritonen* soll nach Tonkoff die Vereinigung der Embryonen mittels der Bauchseite allein vorkommen. Wählt man für die Ausführung des Umkehrexperiments spätere Stadien, Eier, die schon viergeteilt sind, so ist der Erfolg des Experiments nicht so sicher. Bei *Tritonen* fand Tonkoff auch dann noch Doppelbildungen, während für Froscheier O. Schultze beobachtete, daß Eier, welche auf späteren Stadien, d. h. nach Beendigung der Zweiteilung gedreht werden, zu Grunde gehen. Viergeteilte Eier ergaben dabei das interessante Resultat, daß die dritte Furche genau im Aequator verlief und das Ei in 8 vollkommen gleiche Stücke zerlegte. Die Verschiebung der Aequatorialfurche erklärt sich leicht daraus, daß eine Verlagerung des schweren Dotters nach abwärts zwar begonnen, aber nicht zu Ende geführt war, was zur Folge hatte, daß die vier Quadranten am animalen Pol ebenso reich an Nahrungsdotter waren wie am vegetativen. Damit waren ähnliche Bedingungen wie bei einem äqual sich furchenden Eies hergestellt.

Fig. 222.



Fig. 223.



Fig. 222. Aus jeder Hälfte sind zwei halbe Embryonalanlagen entstanden, welche paarweise verwachsen. Seitliche und Scheitelansicht. Nach O. Schultze.

Fig. 223. Ein nach der Methode O. Schultze's aus einem Ei erzogener Doppelembryo. Beide Embryonen hängen am Rücken mittels gemeinsamen Dottermaterials zusammen, welches an beiden den Verschluß der Medullarwülste (*m*. *m*[1]) verhindert. *h* Hirn. Nach Wetzel.

Moszkowski (1902) ist es geglückt auch aus Eiern, welche nach Abschluß der Zweiteilung oder auf dem Stadium der Vierteilung in Zwangslage um 180° gedreht wurden, normale Einzellarven zu erhalten; man muß nur niedere, die Entwickelung verlangsamende Temperaturen (+ 2° C) anwenden. Dann wird Zeit gewonnen, so daß in den Blastomeren die Umlagerung der schweren und leichten Bestandteile zu Ende geführt werden kann, ehe weitere Teilungen eintreten. Bei der Teilung furcht sich der lichte Pol in kleinzelliges, der nach abwärts gewandte dunkle Pol großzellig, womit ein vor längerer Zeit von Pflüger (1884) gemachte Angabe Bestätigung findet. Bei aufgehobener Zwangslage rotiert dann das Ei auch nicht in die Ausgangsstellung zurück. Selbstverständlich ist die Ausnahme von dem Furchungschema des Amphibieneies nur scheinbar. Thatsächlich ist das pigmentierte, dotterarme Protoplasma auch hier am oberen kleinzelligen Pol, nur ist es von einer lichten Dotterrinde überzogen, und das Umgekehrte gilt vom Gegenpol.

Wie es kommt, daß die vollkommene Umdrehung zweigeteilter, in Zwangslage gehaltener Eier so oft zur Doppelbildung führt, ist bei dem Stand unserer Kenntnisse leicht zu verstehen. Wie wir es früher für das befruchtete Ei durchgeführt haben, so veranlaßt auch hier die Drehung ein Abwärtssinken des Nahrungsdotters und ein Aufsteigen des Protoplasma und des Kernes. Offenbar wird dabei nicht genau die alte Dotterverteilung bewirkt, sondern es läßt sich erwarten, daß der längs der Teilfurche sich abwärts bewegende Dotter hier reichlicher sich anhäuft und so eine physiologische Sonderung der beiden Blastomeren verursacht, ähnlich der völligen Sonderung, wie sie durch Einschnürung herbeigeführt werden kann, (Roux, O. Hertwig, Wetzel). Es ist klar, daß diese Experimente in hohem Grade für die Totipotenz der beiden ersten Furchungskugeln sprechen, zumal wenn wir berücksichtigen, wie die Doppelbildnng im einzelnen in ganz verschiedener Weise zustande kommen kann, so daß dieselben Eiteile ganz verschiedenene Organe liefern müssen, je nachdem die Embryonen ($^1/_2$ a + $^1/_2$ a) oder ($^1/_2$ a + $^1/_2$ b) zustande kommen, die Kopfenden nach gleichen oder nach verschiedenen Richtungen schauen, die Zwillinge mit dem Bauch oder dem Rücken verwachsen sind. Auch das wunderbare Resultat, daß bei so tief einschneidenden Veränderungen im Entwickelungsgang noch normale Organismen gebildet werden oder wenigstens die Tendenz zu ihrer Bildung besteht, spricht dafür, daß die Entwickelung auf dem Zusammenwirken aller Teile beruht, daß die einzelne Zelle sich nur in Abhängigkeit vom Ganzen zu differenzieren vermag, daß dagegen die Umbildung der Furchungszellen keine Selbstdifferenzierung von Zellen oder Zellengruppen (Mosaikarbeit) ist. Die meisten Forscher, welche Doppelbildungen gezüchtet haben, haben daher ihre Resultate in diesem Sinn verwandt, mit Ausnahme Spemann's, dessen Erklärungsversuch oben erwähnt wurde, und von Endres, dessen Verallgemeinerungen in einem ganz unvermittelten Kontrast zu seinen Ergebnissen stehen.

Eine interessante Frage, welche sich bei näherer Untersuchung der Doppelbildungen ergiebt, wurde von Herlitzka zu lösen versucht: Wie verhält sich die Größe der Zwillinge zur Größe eines aus einem Ei ausschlüpfenden Einzeltieres? Wie verhält sich ferner Größe und Zahl der Zellen in den einzelnen Organen des ersteren zu den betreffenden Teilen bei letzterem? Herlitzka fand den Einzelzwilling erheblich größer als

die halbe Größe einer normalen Larve. Er sucht die auffallende Größe der Zwillinge durch ausgiebigere Ausnutzung der im Dotter vorhandenen Kraftquellen zu erklären. Die Zahl und Größe der Zellen im Medullarrohr sei bei einem Zwilling ungefähr die gleiche wie bei einem Einzeltier. Dagegen soll die Zellenzahl im Darm und in den Myotomen eine geringere sein. Letzteres würde mit den Resultaten Driesch's bei Zwerglarven der Echinodermen übereinstimmen, welcher fand, daß die Zahl der Zellen, dagegen nicht ihre Größe verringert werde.

Bildung der Blastula. Der Unterschied zwischen der oberen und unteren Sphäre des Amphibieneies, welcher schon von Anfang des Furchungsprozesses an vorhanden war, prägt sich im weiteren Verlauf immer mehr aus. Die protoplasmareichen Blastomeren am animalen oder Hauptpol teilen sich rascher als die dotterreichen am vegetativen oder Gegenpol, so daß jeder neue Furchungsschritt am Hauptpol beginnt und nach dem Gegenpol fortschreitet. In der Umgebung des letzteren erlahmt die Teilungsenergie, so daß hier größere Blastomeren liegen können, die sich viele Stunden lang nicht verändern, während alle übrigen Zellen sich mehrfach geteilt haben. Selbst an den Eiern des Frosches, die unter den *Amphibien* mit am dotterärmsten sind

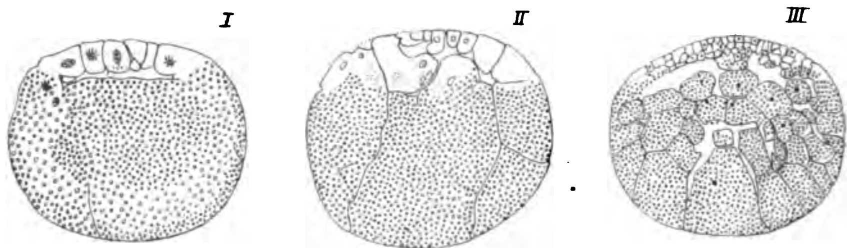


Fig. 224. 3 Furchungsstadien von Salamandra maculosa auf Längsschnitten (nach Grönroos).

glauben Morgan und Umé Tsuda (1893) auf sehr späten Blastulastadien nachweisen zu können, daß der vegetative Pol durch 4 große, über das Kreuz gestellte Zellen gekennzeichnet ist. Besonders auffallend ist der Unterschied beider Pole bei *Salamandra maculosa.* Hier kann am Hauptpol die Sonderung schon zu 20—30 Furchungskugeln vorgeschritten sein, ohne daß am Gegenpol nur die 4 ersten Blastomeren abgegrenzt wären. Eine Steigerung des verschiedenen Aussehens beider Eihälften wird bei Salamandra noch dadurch herbeigeführt, daß am Gegenpol die Furchen zunächst nicht vollkommen durchschneiden; es entstehen somit vielkernige Dotterkörper. Auffallend ist hierbei, daß die Kerne, welche zu den Makromeren und deren Abkömmlingen gehören, lange Zeit in ihrer Verbreitung auf die obere Hälfte des Eies beschränkt sind. Sie liegen von der Gegend, in welcher sich die zugehörigen Furchen bilden, weit entfernt und innerhalb einer zusammenhängenden Dottermasse. Wenn die Furchung in diese Dottermasse vordringt, entstehen gewaltig große Zellpyramiden, deren Basen nach der Eiperipherie, deren kernhaltige Spitzen nach dem Centrum gewandt sind. Erst allmählich gelangen Kerne in die Region des Gegenpols, und zwar auf dem Wege von Teilungen mit senkrecht oder radial gestellten Spindeln. An den großen Pyramiden schnüren sich die spitzen Enden von den basalen

Stücken ab. So bildet das Salamander-Ei einen vollkommenen Uebergang zu den meroblastischen Eiern der *Reptilien.*

Während der Furchung entwickelt sich bei allen *Amphibien* ein innerer von Flüssigkeit gefüllter Raum, die Furchungshöhle. Ihr Entdecker C. E. v. BAER brachte sie in Zusammenhang mit einem centralen Hohlraum, der im ungefurchten Ei vorhanden und durch einen Kanal mit der Fovea germinativa verbunden sei und von dem die einzelnen Teilfurchen ihren Ausgang nehmen sollen. Ein derartiger Raum wird von allen neueren Autoren, mit Ausnahme von MOQUIN TANDON (1876), der ihn am Krötenei gesehen haben will, in Abrede gestellt, während ältere Autoren (NEWPORT, ECKER und REMAK) BAER beigestimmt haben. Vielleicht findet sich im Amphibienei eine an die Latebra des Vogeleies erinnernde Struktur, eine wenig differenzierte, an erhärteten Eiern nicht mehr auffallende weichere Partie; sie findet sich sicher, wie wir sehen werden, bei *Gymnophionen.* Mit der Furchungshöhle kann sie selbstverständlich nicht genetisch zusammenhängen. Immerhin tritt die Furchungshöhle sehr früh auf, schon zur Zeit, wo nur 8 Blastomeren vorhanden sind. Sie ist auch im Ei von *Salamandra* vorhanden (GRÖNROOS 1898), wo sie KUPFFER (1879) vermißte; sie liegt im obersten Abschnitt des Eies, lange Zeit oberhalb der Dottermasse, welche so auffallend spät eine Zerklüftung erfährt. Anfänglich ist die Höhle von einer einzigen Lage großer, namentlich nach dem Gegenpol zu gewaltiger Zellen umgeben. Durch tangentiale Teilungen mit radial gestellten Kernspindeln wird die Wand der Furchungshöhle vielschichtig. Beim Frosch sollen die Tangentialteilungen nach MORGAN auf dem Stadium von 32 Zellen beginnen.

Die **Gymnophionen** unterscheiden sich wie in ihrem Bau, so auch in der Beschaffenheit ihrer Eier so sehr von allen übrigen *Amphibien*, daß sie am besten in einem Anhang besonders abgehandelt werden. Ihre Eier erinnern noch mehr als die von *Salamandra* durch Größe und Dotterreichtum an die Eier der *Reptilien.* Schon im Ovar sind sie bei *Ichthyophis glutinosa* 6 mm breit und 9 mm lang (SARASIN, A. L. III 1887). Eine keimscheibenartige, feinkörnige, protoplasmareiche und auch das Keimbläschen umschließende Partie ist ziemlich scharf vom grobkörnigen Dotter abgesetzt. Von der Keimscheibe erstreckt

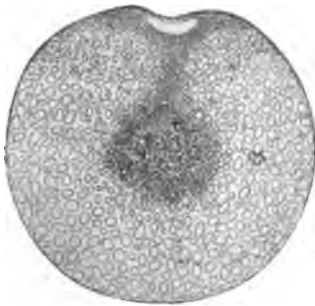


Fig. 225. Schnitt durch das Eierstocksei von *Ichthyophis glutinosa* **(nach SARASIN).**

sich ein feinkörniger Strang zum Eicentrum und schwillt hier zu einer Art Latebra an (cf. Fig. 225). Umgeben ist das Ei schon innerhalb des Ovars von einem festen Chorion (Dotterhaut, SARASIN).

In den Ovidukten rundet sich das Ei ab und wird mit anderen Eiern in einen Gallertstrang (Eiweiß SARASIN) eingeschlossen, der den einzelnen Eiern entsprechend rosenkranzartig anschwillt. Die innerste, unmittelbar auf das Chorion nach außen folgende Lage ist derber und erstreckt sich als ein spiral gewundener, den Chalazen des Vogeleies nicht unähnlicher Strang von Ei zu Ei. Das Weibchen von *Ichthyophis*

wickelt nach der Geburt den viele Eier enthaltenden Strang zu einem Knäuel zusammen und verkriecht sich mit ihm in feuchte Erde. Die Gallertwindungen verkleben und erhärten zugleich zu einer bräunlichen Masse. Um die unentwirrbare Masse rollt sich die Mutter auf, zum Teil wohl des Schutzes halber, zum Teil wohl aber auch behufs Ernährung

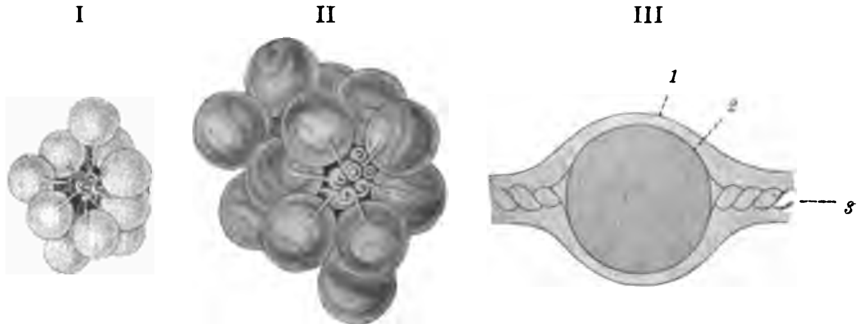


Fig. 226. Gelege von Ichthyophis glutinosa (nach Sarasin) I frisch gelegter, II embryonenhaltiger Eierknäuel, beide 1/1 natürl. Größe; III einzelnes Ei mit seinen Hüllen, vergrößert. 1 Eiweißschicht, 2 Membrana chalazifera, 3 Chalazen.

der jungen Brut. Denn im Laufe der Bebrütung wachsen die Eier auf das Doppelte, die Embryonen wiegen schließlich das Vierfache des frisch abgelegten Eies, eine Zunahme, die vielleicht aber auch nur durch Flüssigkeitsaufnahme zu erklären ist (Brauer, A. L. III 1899).

Die Befruchtung der Eier und ihre Furchung verläuft im Eileiter. Frisch abgesetzte Eier enthalten schon eine aus vielen Zellen bestehende vom Dotter undeutlich abgesetzte Keimscheibe. Der unter der Keimscheibe gelegene Dotter ist in allen seinen Teilen von Kernen durchsetzt, im übrigen aber anfangs nicht abgefurcht. Allmählich scheinen sich dotterhaltige Zellen vom Dotter abzulösen und in die Keimscheibe einzutreten. Man kann daher mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, obwohl die Furchungsstadien bisher noch nicht beobachtet worden sind: daß die Eier der *Gymnophionen* meroblastisch sind und eine diskoidale Furchung erleiden.

IV. Ganoiden und Dipneusten.

Unter allen Wirbeltier-Abteilungen stehen *Ganoiden* und *Dipneusten* im Charakter des Furchungsprozesses einander am nächsten und schließen sich zugleich den *Amphibien* an. Gemeinsame Merkmale sind darin gegeben, daß die Furchen nur langsam von der Oberfläche des Eies gegen das Centrum vordringen. Lange Zeit erhält sich hier ein ungeteilter Rest, besonders im Bereich der großen Zellen des vegetativen Poles. Selbst bei den relativ kleinen Eiern von *Ceratodus* (Semon, A. L. III 1901) sind die vegetativen Zellen auf dem zehnten Furchungsstadium (1024 Blastomeren) noch durch eine Dottermasse untereinander verbunden. Ein weiteres gemeinsames Merkmal ist das langsame Uebergreifen der am animalen Pol beginnenden Furchen auf die abgewandte Eiseite und ihre verspätete Vereinigung am vegetativen Pol. Bei *Lepidosiren* (Graham Kerr, A. L. III 1900) liegen um den animalen Pol schon 7 Blastomeren, ehe die erste Meridionalfurche den Gegenpol erreicht. Den extremsten Fall in dieser Hinsicht bilden *Amia* und *Lepidosteus*. Bei beiden *Ganoiden* wurde bis in die

Neuzeit gestritten, ob ihre Eier noch holoblastisch oder meroblastisch sind. Man kann den Streit wohl jetzt als entschieden betrachten. *Amia* ist noch holoblastisch, wenn auch die beiden ersten Meridionalfurchen erst zur Zeit, wo 32 Furchungskugeln am animalen Pol vorhanden sind, am Gegenpol zusammenstoßen. Dagegen sind die Eier von *Lepidosteus* nach den neuesten Untersuchungen meroblastisch, unterscheiden sich aber von anderen meroblastischen Eiern dadurch, daß die vertikalen Furchen vielfach bis zum Aequator vordringen oder ihn sogar überschreiten (Eycleshymer).

Wie bei den *Amphibien*, äußert sich die Veränderung, welche die Anordnung der Furchungen durch Zunahme des Dotters erleidet, vor allem im Verhalten der Aequatorialfurche. Eine typische Aequatorialfurche tritt nur noch bei den relativ kleinen Eiern von *Ceratodus* (Semon) auf, sie ist aber auch hier verspätet (Fig. 227). Nachdem die beiden ersten Meridionalfurchen angelegt sind, werden ihre Winkel durch zwei weitere meridionale Furchen halbiert; dann erst entsteht die Aequatorialfurche und trennt acht kleinere und acht größere Blastomeren. Diese 16 Blastomeren werden dann durch zwei Latitudinalfurchen in 32 Teile zerlegt. Bei dem zweiten Dipneusten, dessen Furchung bekannt ist, *Lepidosiren* (Kerr), fällt die Aequatorialfurche aus; der Furchungsprozeß erinnert ganz an *Salamandra maculosa*. Die vier durch die Meridionalfurchen abgegrenzten Quadranten sind von ungleicher Größe und verhalten sich daher im weiteren Verlauf oft untereinander ungleich: es entstehen Vertikalfurchen, welche aber den vorhandenen Furchen nicht genau parallel angeordnet sind und mit ihnen konvergieren können. Unter Umständen kann eine solche Furche ganz zu einer Aequatorialfurche abgelenkt sein, wie Fig. 228 lehrt, bei welcher auf der linken Seite die dritten Furchen Vertikalfurchen sind, während sie auf der rechten Seite sich verschieden verhalten: der eine größere Quadrant ist genau meridional geteilt, der kleinere dagegen äquatorial (Furche γ).

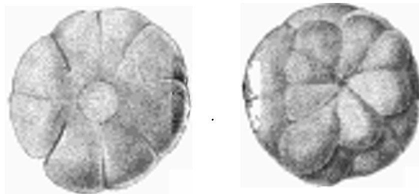


Fig. 227. 16-zelliges Furchungsstadium von *Ceratodus Forsteri* nach Semon.

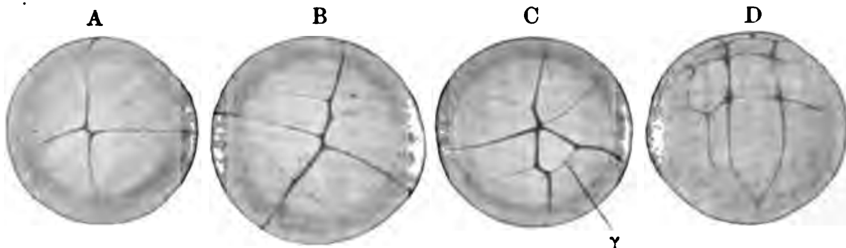


Fig. 228. Furchungsstadien von *Lepidosiren paradoxa* nach Kerr. A—C vom animalen Pol gesehen, D in seitlicher Ansicht. A Zweites Furchungsstadium, B—C verschiedene Formen des dritten Furchungsstadiums, B dritte Furchen nur vertikal, C dritte Furchen auf der linken Seite vertikal, auf der rechten teils meridional, teils äquatorial (γ). D vorgerücktes Stadium in seitlicher Ansicht.

Bei den **Ganoiden** sehen wir sich allmählich Zustände vorbereiten, welche schon bei *Amphibien* auftreten, zur Herrschaft aber erst bei

dem *Teleostiern* gelangen. Nachdem die beiden ersten Meridionalfurchen das charakteristische Kreuz am animalen Pole erzeugt haben und sich auf den übrigen Eidotter ausbreiten, entstehen als drittes System vier Vertikalfurchen, von denen nur ausnahmsweise die eine oder die andere durch den Pol verläuft. Gewöhnlich treffen sie in einiger Entfernung vom Pol auf eine der vorhandenen Meridionalfurchen, wahrscheinlich stets die erste, indem sie der anderen mehr oder minder parallel verlaufen. Das vierte Furchensystem entspricht der Aequatorialfurche von *Ceratodus*, ist aber dem animalen Pol sehr genähert, so daß die acht um den Pol gruppierten Blastomeren sehr klein sind. Man spricht daher besser von einer Latitudinalfurche. Diese hat eine Tendenz, sich senkrecht zur zweiten Meridionalfurche und den Vertikalfurchen dritter Ordnung anzuordnen und somit einen zur ersten Meridionalfurche möglichst parallelen Verlauf einzuhalten; dieser Tendenz entsprechend kann sie keinen Kreis bilden, sondern ein in der Richtung der ersten Furche gestelltes Oval (Fig. 229). Findet die Tendenz noch eine weitere Steigerung, so löst sich die Latitudinalfurche in zwei Furchen auf, welche der ersten Meridionalfurche parallel ver-

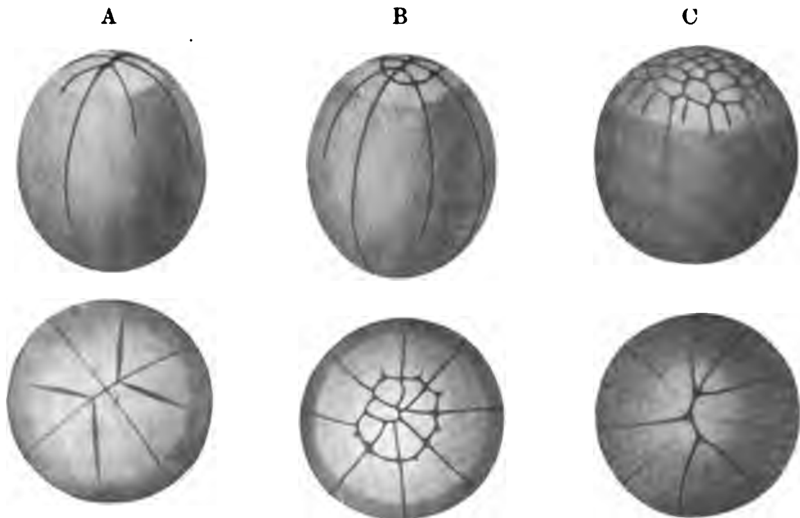


Fig. 229. Furchungsstadien von *Amia calva* nach EYCLESHYMER. Obere Reihe Seitenansicht mit schwacher Neigung der Eiachse, untere Reihe reine Polansichten, bei C vom unteren Pol gesehen. A drittes, B viertes, C vorgeschrittenes Furchungsstadium.

laufen und daher mit ihr nicht mehr zur Schneidung kommen, sondern nach dem Gegenpol weiterwachsen, bis sie an irgend eine der vorhandenen Vertikalfurchen Anschluß finden. Als Konsequenz dieses Furchungsmodus entsteht folgendes, sehr charakteristisches Bild: unmittelbar im Umkreis des Pols vier, oberflächlich wenigstens, allseitig umgrenzte Blastomeren, nach außen von denselben 12 keilförmige Stücke, welche lange Zeit nach dem vegetativen Pol zu noch zusammenhängen. Würde die Furchung in regelmäßiger Weise fortschreiten, so würden von den 12 Keilen die dem animalen Pol zugewandten Enden durch eine Latitudinalfurche abgeschnürt werden. Ein solcher regelmäßiger Verlauf gehört aber zu den Ausnahmen. Zwischen den beiden besprochenen

Furchungstypen giebt es vielmehr so viele Uebergänge, daß eine ungeheure Mannigfaltigkeit der Bilder entsteht, bei der es schwer ist, eine Gesetzmäßigkeit herauszuerkennen.

Wir haben bisher nur die Oberflächenbilder berücksichtigt; dieselben erfahren eine Ergänzung durch Untersuchung der Eier auf Querschnitten. Dabei stellt sich heraus, daß die Abfurchung der Eier noch mehr verzögert ist, als man bei Flächenbetrachtung annehmen möchte. Selbst bei den kleinen Eiern von *Ceratodus* (SEMON, A. L. III 1901) dringen sowohl die vertikalen, als auch die latitudinalen Furchen zunächst nicht weit gegen die Eiachse vor; sie machen Halt an einer der Teilung offenbar Schwierigkeiten bereitenden Masse grobkörnigen Dotters, welche etwas excentrisch gegen den vegetativen Pol verschoben ist, so daß vorübergehend Anklänge an die superficielle Furchung auftreten. Erst wenn der Keim oberflächlich in 16 oder sogar 64 Teile zerlegt ist, dringt die Aequatorialfurche so weit vor, daß die Zellen des animalen Poles voneinander vollkommen gesondert werden. Zwischen ihnen und der noch einheitlichen, nur oberflächlich eingeschnürten Dottermasse bildet sich dann die Furchungshöhle. Sie liegt stark excentrisch, nach dem animalen Pol verschoben. Indem in die unvollkommen geteilte Dottermasse der vegetativen Seite Furchen von der Furchungshöhle aus einwachsen, wird schließlich der gesamte Keim in Zellen zerlegt.



Fig. 230. Ei von *Acipenser sturio* auf dem 8- und 16-zelligen Stadium. Nach BASHFORD DEAN.

Wie bei *Ceratodus*, so wird auch bei den ***Acipenseriden*** die vegetative Sphäre des Eies schließlich in kleinzelliges Material abgefurcht, nur daß der Prozeß noch mehr verlangsamt ist und daß in seinem Verlauf vorübergehend riesige vielkernige Zellen entstehen. Bei ***Amia*** (EYCLESHYMER) dagegen ist dieser an ***Amphibien*** erinnernde Vorgang nicht mehr vorhanden. Gehen wir von dem Stadium aus, auf welchem durch die erste Latitudinalfurche das Ei in acht den Hauptpol umgebende kleinere Stücke und acht große Keile abgeteilt ist, so hängen die äußerlich gut abgegrenzten acht kleinen Blastomeren mit dem centralen Dotter noch zusammen und sitzen auf ihm wie kleine Höcker (Fig. 231, III). Sie werden erst bei der nächsten Teilungsperiode zu selbständigen Zellen, indem ihre Kerne vertikal gestellte Spindeln liefern, die Teilfurche daher der Eioberfläche parallel verläuft und die peripheren Enden der Höcker abschnürt. Gleichzeitig werden die acht Keile infolge tangentialer Spindelstellung in 16 Stücke zerlegt, von deren oberen Enden durch weitere latitudinale Furchen kleine, den abgefurchten Keim vergrößernde Blastomeren geliefert werden. Das Ei besteht schließlich aus einer Art Keimscheibe und einer dieselbe tragenden Masse, welche aus 16 keilförmigen, in ihrer Gestalt an Apfelsinenscheiben erinnernden Stücken besteht. Diese können durch weitere vertikale Furchen zerlegt werden, aber eine Umwandlung in klein-

zelliges Dottermaterial findet nicht statt, so daß sich noch auf späteren Embryonalstadien große, mehrere Kerne enthaltende Dotterschollen finden. Demgemäß ist auch die Furchungshöhle klein; sie entsteht wahrscheinlich durch Zusammenfließen von Lücken, welche zwischen den abgefurchten Zellen auftreten (Sobotta, A. L. III 1896), nicht durch Vereinigung von Vakuolen, welche nach Whitman und Eycleshymer im Dotter auftreten sollen.

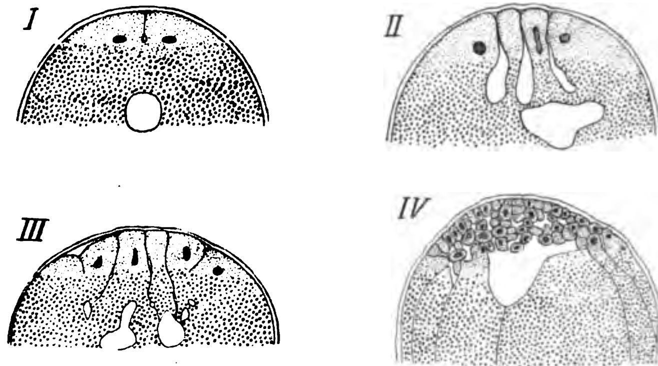


Fig. 231. Furchungsstadien von *Amia* auf Längsschnitten. Nach Eycleshymer.

Dem Gesagten zufolge bildet das Ei von *Amia* einen wundervollen Uebergang von der inäqualen zur diskoidalen Furchung. Leider sind die Verhältnisse im einzelnen noch nicht genügend untersucht, was noch mehr vom Ei des *Lepidosteus* gilt, bei welchem im äußeren Verlauf noch die größte Aehnlichkeit mit Amia gewahrt bleibt, eine vollkommene Abfurchung des Dotters aber nicht mehr zu stande kommt.

Die Eier von *Amia* und *Lepidosteus* sind ausgezeichnete Objekte, um zu entscheiden, in welchem Verhältnis die ersten Furchungsebenen zur Symmetrieebene des ausgebildeten Fisches stehen. Denn da die Eier oval geformt sind und der Keim an einem Ende der Längsachse gebildet wird, sind rotierende Bewegungen des Eies um seine Querachse, wie sie bei *Amphibien* die Orientierung so sehr erschweren, ausgeschlossen. Auch hat sich herausgestellt, daß die Eier in ihrer Entwickelung von den Einwirkungen der Schwerkraft ziemlich unabhängig sind und daher bei jeder Lagerung in gleicher Weise sich abfurchen. Genauere Untersuchungen nach dieser Richtung wurden bisher nur am Ei von *Amia* angestellt; sie führten zu dem Resultat, daß der erste Furchungsmeridian mit der späteren Symmetrieebene alle möglichen Winkel bilden kann (Eycleshymer). Es ist also so gut wie ausgeschlossen, daß durch die erste oder zweite Meridionalfurche das Eimaterial qualitativ gesondert werde.

V. Teleostier.

Während sich mit den Befruchtungsvorgängen der *Teleostier* nur wenige Forscher beschäftigt haben, ist die Eifurchung dieser Tiere seit den Tagen Vogt's (A. L. III, 4 1842) und Coste's (A. L. II,

1847—1859) der Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Die Ergebnisse derselben stimmen untereinander in ganz auffälliger Weise überein, soweit sie sich auf die Beschreibung der die Keimscheibe abteilenden Furchen beziehen, ein Zeichen, daß die Furchung bei den *Knochenfischen* im Allgemeinen einen typischen Verlauf einhält. Denn die Objekte, welche zur Beobachtung gewählt wurden, stammten von Fischarten, welche den verschiedensten Ordnungen angehören und unter den verschiedensten äußeren Bedingungen sich entwickeln, von See- und Süßwasserformen, Tieren, welche Brutpflege ausüben (*Gasterosteus*) oder die Eier ihrem Schicksal überlassen, bei denen die Eier pelagisch frei flottieren oder auf dem Grunde des Wassers lose liegen oder an Steinen und Wasserpflanzen angeklebt werden.

Der Grund zu dieser Erscheinung ist in der im Verlauf der Befruchtung sich entwickelnden scharfen Scheidung von Bildungsdotter und Nahrungsdotter gegeben. Wenn es auch nicht richtig ist, was von manchen Seiten betont wurde, daß die Keimscheibe bei Beginn der Furchung keine protoplasmatischen Fortsätze mehr in die Dotterkugel aussendet, so ist doch letztere so arm an Protoplasma und andererseits die Keimscheibe so frei von Dotter, daß eine große Unabhängigkeit beider Teile besteht. Nur so ist es zu verstehen, daß der Typus der meroblastischen Furchung auch bei einer Größe der Eier beibehalten wird, welche bei Wirbeltieren sonst noch inäquale Furchung gestattet (vergl. hierüber die Maßangaben auf p. 542). Die Sonderung von Bildungs- und Nahrungsdotter scheint übrigens nicht bei allen Eiern gleich ausgesprochen zu sein. Bei größeren Eiern, wie den Eiern der *Salmoniden*, ist sie offenbar geringer als bei kleineren Eiern, besonders den pelagischen Eiern mariner Fische. Man kann das aus dem Charakter des Furchungsprozesses erschließen. Bei kleineren Eiern ist der Typus der Teleostierfurchung am klarsten ausgeprägt, weil das Protoplasma hier zu einer gleichförmigen Masse von Gestalt einer plankonvexen oder bikonvexen Linse angeordnet ist; bei den Eiern der *Salmoniden* dagegen machen sich schon größere Unregelmäßigkeiten bemerkbar.

Die beiden ersten Furchen sind meridional und stehen senkrecht zu einander. Ihrer Bildung geht jedesmal eine Streckung des zu teilenden Protoplasmas in der Richtung der Kernspindel voraus, also senkrecht zur Teilfurche. Besonders auffällig ist die Streckung der gesamten Keimscheibe zu einem Oval bei der ersten Teilung. Ehe die Teilfurche sich auf der Oberfläche der Keimscheibe bemerkbar macht, soll sie auf der Dotterseite eine von unten in die Keimscheibe vorspringende, später wieder verstreichende Kerbe erzeugen (Agassiz und Whitman, A. L. III, 4, 1889). Auch wurde der von den *Amphibien* her uns bekannte Faltenkranz beobachtet. Das dritte Teilungsstadium wird durch zwei vertikale, aber nicht mehr meridionale Furchen repräsentiert; dieselben verlaufen in der Regel der ersten Meridionalfurche parallel links und rechts von ihr; in entsprechender Weise sind auch die beiden vierten Furchen vertikal, aber parallel zur zweiten Meridionalfurche orientiert. Ob bei manchen Arten die Aufeinanderfolge dieser beiden Furchen variiert und die dritten Furchen parallel der zweiten Meridionalfurche, die vierten dagegen parallel der ersten orientiert sind (Kupffer, A. L. III, 4, 1878; Henneguy A. L. III, 4, 1888) oder ob nur zufällig Abnormitäten den abweichenden Beobachtungen zu Grunde gelegen haben, sei dahingestellt. Das Endresultat ist jeden-

falls das gleiche, eine „schachbrettartige“ (KOPSCH 1900) Anordnung der 16 Furchungskugeln, 4 im Centrum, darum ein Kranz von 12

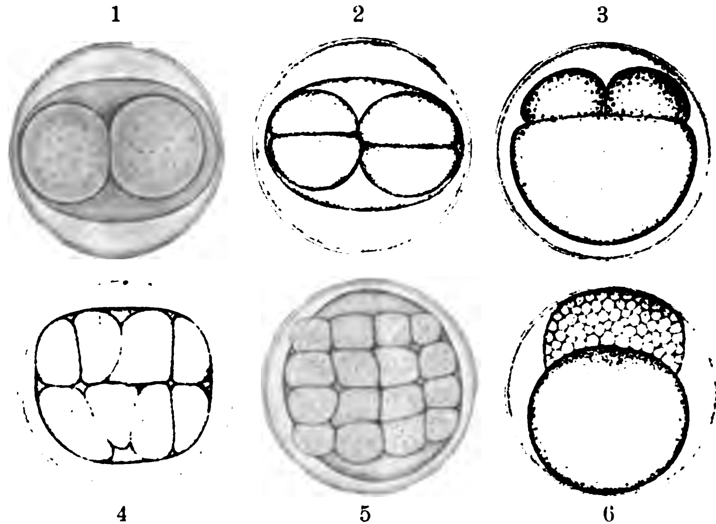


Fig. 232. Furchung des Teleostier-Eies (*Crenilabrus pavo*) nach LIST; Fig. 1—4 vom animalen Pol, Fig. 5 und 6 von der Seite gesehen. 1 und 5 Stadium der Zweiteilung, 2 Vierteilung, 3 Achtteilung, 4 Sechszehnteilung, 6 vielzelliger Keim. Vergr. 32:1.

randständigen Stücken, ein Bild, welches wir schon als einen gelegentlichen Befund von ***Ganoiden*** und ***Amphibien*** kennen gelernt haben.

Beim fünften Teilungsschritt, der Teilung der beschriebenen 16 Furchungkugeln in 32, scheint nur ausnahmsweise noch eine regelmäßige Anordnung der Teilfurchen gewahrt zu werden. Nach WILSON (A. L. III, 4, 1891) soll sie bei 50 Proz. der Eier von ***Serranus atrarius*** in folgender Weise zum Ausdruck kommen. Die vier centralen Zellen teilen sich durch tangentiale Furchen in je zwei übereinander liegende Stücke; die vier den Ecken des Schachbretts entsprechenden Zellen werden meridional geteilt; die acht übrigen durch Furchen, welche je ein centrales und ein peripheres Stück voneinander trennen, Furchen, die man „äquatoriale“ genannt hat (KOPSCH, WILSON). Der Ausdruck ist nicht zu rechtfertigen, da die Furchen eher nach Art von vertikalen Furchen der Eiachse parallel verlaufen, als daß sie wie eine Aequatorialfurche senkrecht zu ihr gestellt sind. Wohl aber kann man von cirkulären, d. h. dem Rande der Keimscheibe parallelen Furchen sprechen. Vielleicht ist das von WILSON beobachtete, den räumlichen Verhältnissen der Keimscheibe trefflich entsprechende Schema häufiger, als man bisher annimmt, wenn man Eier in besonders guter Verfassung unter Abhaltung äußerer Störungen kultiviert. Vielleicht sind aber auf diesem Stadium die inneren Ungleichheiten der Zellen, die sich aus der Ungleichheit des lebenden Materials früher oder später ergeben müssen, in der Regel schon groß genug, um Unregelmäßigkeiten in der Anordnung der Furchen zu veranlassen. Vom sechsten Teilungsschritt ist das sicher allgemein der Fall; ausnahmsweise kann es schon vor dem fünften Stadium eintreten.

Abweichungen von dem geschilderten Furchungsschema (ungleiche Größe selbst der ersten Furchungskugeln, Asymmetrie der Keimscheibe)

finden sich natürlich auch bei *Teleostiern*, ohne daß dadurch eine normale Entwickelung unmöglich gemacht würde (EYCLESHYMER, RAUBER); sie scheinen, wie schon hervorgehoben wurde, besonders bei großen Eiern vorzukommen. So ist die Furchung von *Batrachus tau* modifiziert, insofern die Furchungskugeln von ungleicher Größe sind (BROOK 1886; CLAPP, A. L. III, 4, 1891). Bei *Salmoniden* ist die Unregelmäßigkeit öfters so groß, daß STRICKER (1865) von einer regellosen, mit der Furchung anderer Tiere gar nicht vergleichbaren Knospung hat reden können. Nach OELLACHER (A. L. III, 4, 1872) und HENNEGUY ist jedoch das 8-Zellenstadium meist noch in typischer Weise zu erkennen, wenn auch oft asymmetrisch entwickelt. Das 16-Zellenstadium zeigt dagegen einen unregelmäßigen Zellenhaufen Es muß hier berücksichtigt werden, daß *Salmoniden*-Eier sehr empfindliche, zugleich auch schwierig zu untersuchende Objekte sind. — Eine interessante, weil an die Furchung holoblastischer Eier erinnernde Abweichung vom regelmäßigen Verlauf der Furchung haben WILSON bei *Serranus atrarius* und FUSARI bei *Cristiceps argentatus* beidesmal als Seltenheit beobachtet: es folgten auf die zwei ersten Meridionalfurchen zwei weitere ebenfalls meridionale, welche die vorhandenen vier rechten Winkel halbierten und acht keilförmige Stücke erzeugten.

Während die Verhältnisse so weit als geklärt gelten können, kommen wir jetzt zu einer Reihe kontroverser Fragen. Giebt es eine Aequatorialfurche bei den *Teleostiern*, und wann bildet sich dieselbe aus? In welchem Verhältnis stehen die Furchungskugeln zum unterliegenden Dotter? Wann und in welcher Weise lösen sie sich von demselben ab? Mit diesen Fragen steht eine weitere im engsten Zusammenhang. In dem spärlichen Protoplasma, welches sich außerhalb des Areals der Keimscheibe findet und besonders als eine dünne Rindenschicht die Dotterkugel umhüllt, treten auf vorgerückteren Stadien Kerne auf, welche sehr verschiedene Namen erhalten haben. AGASSIZ und WHITMAN, welche die betreffende Protoplasmaschicht „Periblast" genannt haben, sprechen von „Periblastkernen"; HIS nannte sie „Parablastkerne"; von BALFOUR, VIRCHOW, KOPSCH und den meisten übrigen Forschern wurden sie „Dotterkerne" bezeichnet. Ich werde den Namen „Dotterkerne" anwenden und die Kerne samt dem umhüllendem Protoplasma „Dottersyncytium" nennen, wenn auch gegen diese von H. VIRCHOW stammende Bezeichnung mit Recht eingewandt worden ist, daß die betreffende Masse sich nicht durch Verschmelzung vorher getrennter Zellen entwickelt. Nach ihrer Lage zwischen Keim und Dotterkugel wird das Dottersyncytium auch „intermediäre Schicht" genannt. Für die Dotterkerne war lange Zeit über alles strittig: Wie sie entstehen, und was ihr weiteres Schicksal ist? Ob sie am Aufbau des Embryo beteiligt sind oder nicht? Auch jetzt ist noch manches kontrovers.

Einige Ansichten über die Entstehung der Dotterkerne haben nur noch historisches Interesse. KUPFFER (A. L. III, 4, 1868), welcher die von LEREBOULLET ungenügend beschriebenen Kerne bei Eiern vom *Stichling* auf weit vorgerückten Furchungsstadien zum erstenmal beobachtete und zwar zu einer Zeit, in welcher die neueren Untersuchungen über Kernteilung noch nicht erschienen waren, nahm eine freie Kernbildung an, eine Vermutung, für welche sich später auch BROOK (1885), KLEIN (1872), VAN BENEDEN (A. L. III, 4, 1877) ausgesprochen haben. HIS (1873) brachte die Kerne mit den Dotterkugeln des unbefruchteten Eies

in Zusammenhang; indem er von ihnen den Bindesubstanzkeim ableitete, und die Dotterkugeln als von den mütterlichen Geweben eingewanderte Zellen deutete, erblickte er hierin eine willkommene Stütze seiner „Parablasttheorie“. Er hat später (1900) seine Deutung selbst zurückgezogen. Ebenso hat auch Hoffmann (A. L. III, 4, 1881) seine erste Darstellung von der Entstehung der Dotterkerne in späteren Untersuchungen als irrtümlich bezeichnet; er gab anfangs an, daß die erste Furchungsspindel sich in die Richtung der Eiachse einstelle. Es komme nun, ehe noch die Meridionalfurchen auftreten, zu einer äquatorialen Teilung, durch welche das Material der Keimscheibe und das der Dotterkugel, ein jeder Teil mit einem Kern ausgerüstet, voneinander getrennt werden. Vom Kern der Dotterkugel sollen sich die Dotterkerne ableiten. Nicht glücklicher als dieser erste Versuch Hoffmann's, das Auftreten der Dotterkerne zu erklären, war der zweite (A. L. III, 4, 1884). Nachdem durch die beiden Meridionalfurchen die Keimscheibe viergeteilt ist, soll wie beim Amphibienei eine Aequatorialfurche auftreten; dieselbe teile vier Blastomeren vollkommen von vier mit der Dotterkugel verbundenen Stücken ab, welch letztere die intermediäre Schicht samt ihren Kernen liefere.

Die oben aufgeworfenen Fragen lassen sich nur bei gleichzeitiger Anwendung der Schnittmethode auf das sich abfurchende Ei entscheiden. Nur so läßt sich mit Sicherheit bestimmen, wie tief die Furchen in das Ei vordringen, ob sie bis zur Dotterkugel durchschneiden oder hier eine unter der Keimscheibe hinziehende und mit der Eirinde im Zusammenhang stehende Periblastschicht übrig lassen. ferner welche Blastomeren schon vollkommen isoliert sind und welche noch mit dem Dotter in Zusammenhang stehen.

Ohne Anwendung von Schnitten hatte Kupffer (A. L. III, 4, 1887) und nach ihm List (A. L. III, 4, 1887) angegeben, daß mit der ersten Meridionalfurche zugleich eine Ablösung des Keimes vom Dotter erfolge und daß darin das Aequivalent einer Aequatorialfurche gegeben sei. Brook läßt die Ablösung (Aequatorialfurche) in gleicher Weise, jedoch erst mit der zweiten Meridionalfurche beendet werden. Beides ist unhaltbar. Denn wie schon Fusari (1892) und Sobotta (1896, 1897) betont haben, kann man von Aequatorialfurchen nur dann reden, wenn eine besondere karyokinetische Kernteilung sich mit der Furchenbildung kombiniert. Das ist aber hier sicher nicht der Fall. Bei den zwei ersten Meridionalteilungen ist, wie sich das besonders schön an pelagischen durchsichtigen Eiern erkennen läßt, immer nur eine Spindel vorhanden, jedesmal die zu der meridionalen Teilung gehörige. Die Bilder, welche die irrtümliche Ansicht verursacht haben, verlangen vielmehr eine andere Deutung: Bei allen Teilungen besitzt der protoplasmatische Körper der Zelle die Tendenz sich abzurunden. Diese Eigentümlichkeit bringt es mit sich, daß die Keimscheibe bei den ersten Teilungen in ihrer Umrandung steiler gegen den Dotter abfällt und sogar sich gegen ihn durch eine ringförmige Furche abgrenzt (His). Eine Trennung wird jedoch hierdurch nicht bewirkt.

Die Tiefe, bis zu welcher die Meridionalfurchen und später auch die Latitudinalfurchen vordringen, reicht nach den Angaben der meisten Forscher nicht bis zum Deutoplasma herunter, sondern läßt eine dünne Plasmaschicht ungeteilt (Lereboullet, Ryder, Kupffer, Wilson. Oellacher, Ziegler, Brooks, Fusari, His, Kopsch), welche intermediäre Schicht oder „disque huileux“ genannt wird. Der letzte Name bezieht sich auf den Umstand, daß in ihr häufig feine.

aus Erweichung der Dotterkugeln stammende Oeltröpfchen auftreten. Manchmal findet sich unter jeder Blastomere ein solcher Erweichungsherd in Form einer Anhäufung von Oeltröpfchen (KUPFFER). Die Schicht hat offenbar die Aufgabe, die Resorption des Deutoplasma und die Ernährung der Keimscheibe zu vermitteln. So wird die enorme Größenzunahme der letzteren im Lauf des Furchungsprozesses verständlich; sie wurde von KUPFFER für das Heringsei genauer bestimmt und beträgt die Hälfte der ursprünglich vorhandenen Masse. Genauere Angaben über den zeitlichen Verlauf des Wachstums der Keimscheibe hat HIS (1875) für Lachseier gegeben.

Im Gegensatz zu der gegebenen Darstellung lassen andere Forscher (COSTE, HAECKEL, VAN BENEDEN, CUNNINGHAM, HOFFMANN, HENNEGUY) die Furchen bis auf den Dotter durchschneiden mit Ausnahme des Randes, wo andauernd ein Ringwulst von Protoplasma die peripheren Stücke der Keimscheibe untereinander verbinde. Der Gegensatz zu der ersten Auffassung wird einigermaßen gemildert, wenn wir lesen, daß der Ringwulst sich später unter der Keimscheibe diaphragmaartig vorschieben und so sekundär die intermediäre Schicht erzeugen soll. Es wäre ganz gut denkbar, daß sich verschiedene Fischarten in dieser Hinsicht verschieden verhalten.

Nehmen wir an, was wahrscheinlich den natürlichen Verhältnissen entspricht, daß die intermediäre Schicht von Anfang an ein zusammenhängendes und nirgends unterbrochenes Stratum bildet, so müssen eine Zeit lang ihr die Blastomeren wie Knospen aufsitzen, und es muß ein Moment eintreten, auf dem die einzelnen Blastomeren sich von ihrer Unterlage ablösen. Dies tritt nach KOPSCH's (1900) sehr genauen Untersuchungen bei vielen Fischen auf dem Stadium von 16 Blastomeren zum erstenmal für die 4 das Centrum bildenden Stücke ein. Die dritten und vierten Vertikalfurchen bewirken die durch die beiden ersten Meridianfurchen schon vorbereitete Ablösung, indem sie wahrscheinlich nicht genau senkrecht zur Dotteroberfläche stehen, sondern etwas schräg nach den Meridionalebenen einfallen und sich mit ihnen schließlich verbinden. Dagegen gehen die 12 peripheren Blastomeren kontinuierlich in den Ringwulst über, welcher den Uebergang der Keimscheibe in den „Periblast“ bewerkstelligt, welcher um diese Zeit noch kernlos ist und daher von HIS (1898) „Properiblast“ genannt wird. Indessen sind die Randzellen nicht mit ihrer ganzen Basis dem Ringwulst aufgepflanzt; die in beistehender Figur licht gehaltene einwärts gewandte Partie ihrer Basis ist von der intermediären Schicht abgehoben. Diese Anordnung bringt es mit sich, daß bei allen

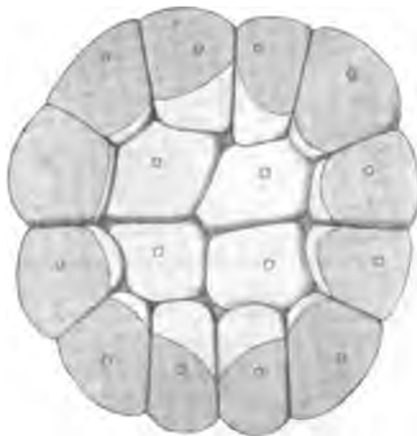


Fig. 233. Flächenansicht der Keimscheibe von *Belone acus* von oben. Die Verbindungszone, d. h. die Partie, in welcher die Randsegmente mit dem ungefurchten Periblast zusammenhängen, ist durch dunkle Farbe hervorgehoben. Nach KOPSCH. Vergr. 75:1.

cirkulären Teilungen (Teilungen mit radialer Orientierung der Spindelachse) jede Randzelle in eine centrale allseitig abgegrenzte und eine mit dem Randwulst in Verbindung bleibende Tochterzelle zerfallen muß. Steht die Spindel dagegen dem Rand der Keimscheibe parallel cirkulär und die Teilfurche meridional, so unterbleibt die Ablösung; sie wird unvollständig bei intermediären Spindelstellungen. Auch im weiteren Entwickelungsverlauf können wir Randzellen und centrale abgelöste Blastomeren unterscheiden. Erstere schnüren am centralen Ende neue Blastomeren ab, letztere vermehren sich ebenfalls durch Teilung. Dieses geschieht häufig, wie wir es schon von den 4 inneren Stücken des 16-Zellenstadiums kennen gelernt haben, durch tangentiale Teilung, oft auch durch schräg gestellte Teilungsfurchen. So wird die Keimscheibe zweischichtig (nach Kopsch bei *Belone acus* auf dem Stadium von 32 Blastomeren), weiterhin dreischichtig (auf dem Stadium von 256 Blastomeren), schließlich vielschichtig. In der vielschichtigen Keimscheibe platten sich die oberflächlichsten Zellen ab und erzeugen die „Deckschicht“, unter der die übrigen Zellen als kugelige Elemente liegen. Die Sonderung der Deckschicht fällt ungefähr in die Zeit, wo 1000—2000 Furchungskugeln gebildet sind.

In der geschilderten Weise wächst somit die Zahl der völlig abgelösten Blastomeren durch zwei Vorgänge: 1) durch Teilung der vorhandenen, 2) durch Zuwachs von außen. Der zweite Vorgang hört allmählich auf. Die vom Periblastlager als kleine Höcker vorragenden Randzellen, die „Plastochören“ (His), verlieren die in der Höckerbildung zu Tage

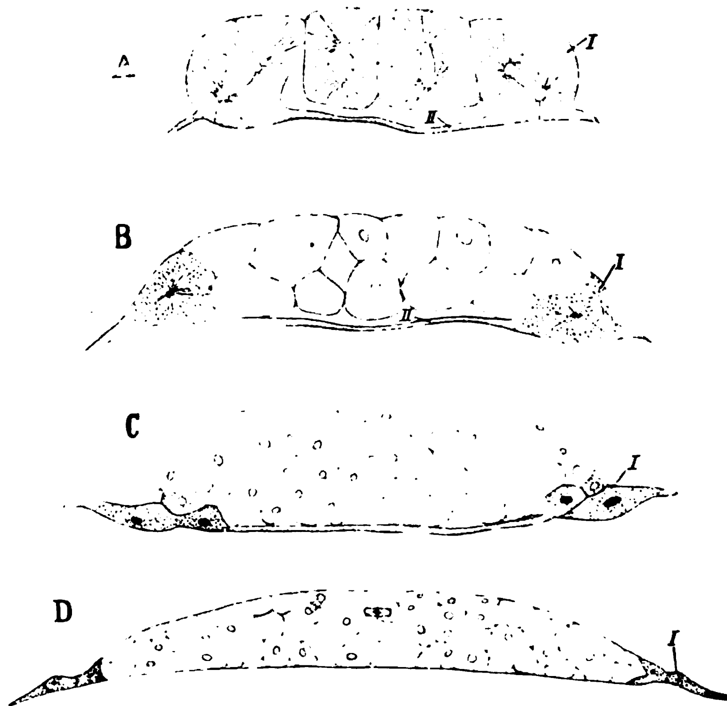


Fig. 234. Querschnitte durch Keimscheiben von Knochenfischen. A—C von *Ctenolabrus* nach Agassiz und Whitman, Vergr. 210:1, D von *Belone acus* nach Kopsch, Vergr. 100:1. *I* Randzellen, die den peripheren Periblast bilden. *II* centraler Periblast.

tretende Tendenz zur Individualisierung von ihren Nachbarzellen, sei es, daß die Höcker untereinander verschmelzen — so ist die gewöhnliche Darstellung; Kopsch, welcher den Blastomeren Membranen zuschreibt, läßt behufs Verschmelzung die einseitig gebildeten Membranen resorbiert werden —, sei es daß die Höcker, was mir das Wahrscheinlichere ist, sich abflachen und so in die Periblastschicht zurücksinken. Damit entsteht ein einheitlicher, Kerne enthaltender Periblastwulst, im Umkreis der vielzelligen Keimscheibe, welche fortan sich im wesentlichen nur noch durch Wachstum und Teilung der in ihr liegenden Zellen vergrößert. Die Kerne, welche im Periblastwulst verbleiben, müssen von jetzt ab, da sie von der Anteilnahme am Aufbau der Keimscheibe ausgeschlossen sind, mit besonderen Namen belegt werden; es sind die Dotterkerne. Sie vermehren sich nach wie vor lange Zeit über karyokinetisch. Später treten unregelmäßige Teilungen ein, vielpolige Mitosen. Schließlich wachsen die Kerne zu gelappten Riesenkernen heran, die sich nur noch durch Abschnürung ausgebuchteter Partieen vermehren und Nester kleinerer Kerne liefern. Zugleich verbreiten sich die Dotterkerne vom Rand centralwärts unter der Keimscheibe in der intermediären Schicht und gewinnen hier eine durch ihre Beziehung zur Darmanlage bestimmte Anordnung. Die Hauptmasse verbleibt jedoch im Randwulst (peripheres Dottersyncytium). Dieser Ring von Dotterkernen schiebt sich in der Dotterrinde nach dem Gegenpol in gleichem Maße vorwärts, als die Umwachsung durch die Keimscheibe sich vollzieht. Der Ring von Dotterkernen und der Rand der Keimscheibe rücken gemeinsam voran. Ersterer gelangt so in den Bereich des Dottersacks, wo man ihn noch beim ausgeschlüpften Fischchen findet.

Die Darstellung, welche hier von der Entstehung der Dotterkerne gegeben wurde, entspricht in ihren Grundzügen der Auffassung, welche von Rauber (1883) angebahnt und von Agassiz und Whitman zuerst aufgestellt wurde. Ihr haben sich Cunningham (A. L. III, 4, 1887, 1889), Fusari, Ziegler (1896), Raffaele (A. L. III, 4, 1888) angeschlossen. In ihren Einzelheiten giebt die Darstellung die Beschreibung wieder, welche Kopsch für die Eier von Belone acus geliefert hat. Für dieses Material macht Kopsch genaue Zeitangaben über die Entstehung der Dotterkerne. Demnach würde das IX. Teilungsstadium, auf welchem aus dem Furchungskern 512 Tochterkerne entstanden sind, das letzte sein, bei welchem Blastomeren sich von den Randzellen ablösen. Schon der X. Teilungsschritt der im Randprotoplasma verbliebenen Kerne dient zur Vermehrung der Dotterkerne. Nur ausnahmsweise schnürt sich noch hie und da ein Kern mit Protoplasma ab, um das Material der Keimscheibe zu vermehren. Man kann die einzelnen Phasen so scharf auseinanderhalten, weil bis zum XI. Teilungsstadium alle Mitosen im wesentlichen synchron verlaufen. Dann werden sie für die Blastomeren unregelmäßig, doch

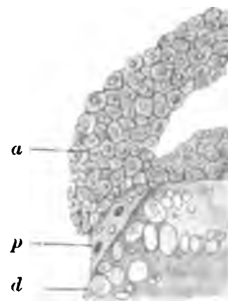


Fig. 235. Querschnitt durch den Rand der Keimscheibe von *Leuciscus rutilus* nach Van Bambeke. *a* Keimscheibe. *p* Periblastwulst. *d* Dotterkugel.

bleibt die Synchronie für die Dotterkerne noch bis zum XIII. Teilungsvorgang gewahrt.

Hier tritt uns nun die Frage entgegen, ob der besprochene Furchungsmodus, wie er für die pelagischen Eier von *Labrax lupus* (Ziegler), *Belone acus*, *Cristiceps* (Fusari), *Ctenolabrus* (Agassiz und Whitman) u. a. hat festgestellt werden können, für alle *Teleostier* gilt, ob vor allem die Bildung der Dotterkerne unter frühzeitiger totaler Abschnürung der centralen Blastomeren auf die Peripherie beschränkt ist, oder ob nicht bei einem Teil der Fische der Zusammenhang der Furchungskugeln mit der Periblastschicht der Dotterkugel auch in der Mitte der Keimscheibe längere Zeit erhalten bleibt. Letzteres würde zur Folge haben, daß auch hier Dotterkerne entstehen könnten, und daß central gelagerte Dotterkerne nicht notwendig von der Peripherie eingewandert sein müßten. M. v. Kowalewski (A. L. III, 4, 1886) hat versucht, den Nachweis zu führen, daß bei Eiern, bei welchen vor der Furchung eine vollkommene Konzentration des Protoplasma eintritt, die Bildung der Dotterkerne auf die Peripherie der Keimscheibe (peripheres Dottersyncytium) beschränkt bleibt (*Polyacanthus viridiauratus, Gobius*), daß dagegen bei Arten, bei welchen die Konzentration bis in die Zeit des Furchungsprozesses verschleppt wird (*Carassius auratus*), die Blastodermzellen in der ganzen Ausdehnung mit der „couche intermediaire“ verbunden bleiben und daher auch in den centralen Partieen Dotterkerne entstehen können (centrales Dottersyncytium). In der That liegen in der Litteratur eine ganze Zahl von Angaben vor, welche zu Gunsten der hier vorgetragenen Vermutung sprechen. Für die *Salmoniden* wird angegeben, daß zur Zeit, in welcher die Keimscheibe in 8 dem Dotter aufsitzende Stücke zerlegt ist, diese durch eine der Oberfläche parallele Furche in 8 vollkommen abgetrennte Blastomeren und 8 Blastomeren, welche mit dem Dotter an der Basis verbunden bleiben, geteilt wird (Henneguy, Hoffmann, Ziegler, Samassa [1896]). Manchmal tritt diese äquatoriale Teilung schon auf dem 4-zelligen Stadium ein (Samassa). Nach Bataillon teilt sich in ähnlicher Weise das Ei von *Leuciscus jaculus* zur Zeit der 16 Furchungskugeln in 16 mit dem Dotter verbundene und 16 völlig abgelöste Teile. Wenn diese Angaben sich bestätigen sollten,

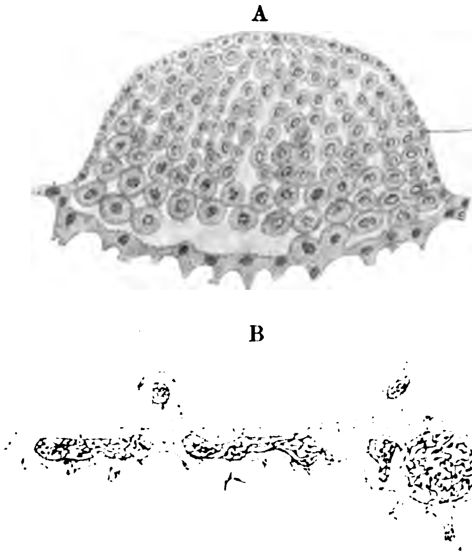


Fig. 236. A Keimscheibe und darunter lagerndes Dottersyncytium vom Lachs nach Hoffmann. Vergr. 35:1. B Teil des Dottersyncytium genauer dargestellt. In beiden Fällen sieht man Zellen, von denen es strittig ist, ob sie vom Dottersyncytium abgefurcht werden oder sekundär mit ihm verschmelzen.

würde sich die Möglichkeit ergeben, daß auch im Centrum der Keimscheibe sich Furchungskugeln ablösen. Indessen sind die Bilder, welche von manchen Seiten als Beweise für eine Nachfurchung des Dotters verwandt werden, von anderer Seite in ganz anderem Sinne gedeutet worden, wie wir jetzt weiter darzustellen haben.

[Bei der Korrektur der Druckbogen habe ich noch Gelegenheit, eine Arbeit von KOPSCH (1902) zu berücksichtigen, welche nach meiner Ansicht die hier aufgeworfene Frage vollkommen aufklärt. KOPSCH untersuchte den Furchungsprozeß an Forelleneiern, welche in Zwischenzeiten von einer Stunde an den ersten 3 Tagen nach der Befruchtung abgetötet worden waren. Er fand, wie vor ihm HIS, daß die ersten vertikalen Furchen die Keimscheibe nicht bis zu ihrer Basis durchschneiden; sie erreichen nicht den scharf gezogenen Grenzkontur, welcher sich im Lauf der Befruchtung entwickelt (vergl. p. 544), Dotter und Keimscheibe von einander trennt und mit Unrecht als eine Membran gedeutet wird (vergl. auch ihr Vorkommen im *Petromyzon*-Ei). Noch auf dem 16-zelligen Stadium hängen daher alle Blastomeren mit der nach außen von der „Membran“ gelegenen kontinuierlichen Plasmaschicht zusammen. Durch den 5. Teilungsschritt wird eine Sonderung in zwei Lagen bewirkt: 1) eine oberflächliche Lage vollkommen abgefurchter Blastomeren, 2) eine untere „syncytische Lage“, deren Bau von HIS (1898) vollkommen richtig beschrieben wurde (vergl. auch die oben referierten Angaben BATAILLON's über *Leuciscus*). Die syncytische Lage besteht aus Blastomeren, welche noch kontinuierlich unter einander zusammenhängen („Plasmochören“ HIS), deren Territorien aber durch lichtere Randpartien („Diastemmen“ HIS) unvollkommen gegen einander abgegrenzt werden. Bei den fortgesetzten Teilungen werden nun von dieser unteren, die ganze Keimbasis einnehmenden Lage fortdauernd neue Zellen abgegeben. Mit dem 11. Teilungsstadium ist die Nachfurchung der Hauptsache nach abgeschlossen und damit das Dottersyncytium im wesentlichen fertig gestellt, indem nunmehr eintretende Kernteilungen in der Regel nicht mehr von Plasmateilungen begleitet sind, sondern zur Vermehrung der Dotterkerne dienen. Zwischen der 9. und 11. Teilung vollzieht sich die Sonderung des bis dahin einheitlichen Syncytium in einen centralen und peripheren Teil, indem innerhalb einer immer breiter werdenden, dem Randwulst parallel verlaufenden Zone alle Dotterkerne zur Bildung von Blastomeren aufverbraucht werden.]

Der Ansicht, daß die Dotterkerne Kerne sind, welche beim Erlahmen der Furchungsenergie des Eies im Dotter zurückblieben, steht die zweite Ansicht gegenüber, daß die Kerne in die intermediäre Schicht erst sekundär hineingeraten, indem abgefurchte Zellen neuerdings mit dem Dotter verschmelzen. Am konsequentesten hat SOBOTTA (1896, 1897) diese Auffassung durchgeführt, welcher die Eier von 5 verschiedenen marinen pelagischen *Teleostiern* untersuchte. Nach ihm führt die Befruchtung zu einer völligen Scheidung von Bildungs- und Nahrungsdotter. Alle Furchen schneiden daher glatt bis auf den letzteren durch, bis auf die mehrfach erwähnte Grenzmembran, auf deren Anwesenheit bei *Teleostiern* SOBOTTA mit Unrecht so großen Wert legt, da sie auch bei den sich total furchenden Eiern von *Petromyzon* vorkommt. Der Nahrungsdotter wird erst später zellig organisiert, indem mehrere Reihen von Blastomeren, eine nach der anderen, am Rande mit ihm verschmelzen. Bei *Belone acus* sollen successive etwa 8 solche Zellreihen von der Keimscheibe aus dem Dotter ein-

verleibt worden. Da *Belone* dasselbe Objekt ist, bei welchem Kopsch zu einem ganz entgegengesetzten Resultat gekommen ist, muß eine der beiden Darstellungen irrtümlich sein. Wir besitzen vom Furchungsprozeß von Belone acus noch eine dritte Darstellung. Dieselbe stammt

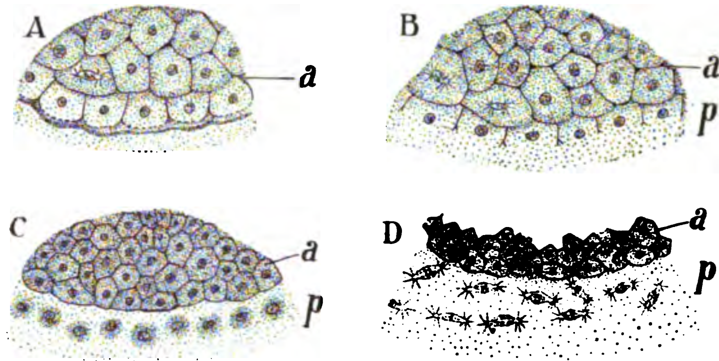


Fig. 237. Entwickelung des Dottersyncytium von *Serranus atrarius* nach Wilson. In allen Figuren ist nur ein Teil der Keimscheibe dargestellt. *a* völlig abgefurchter Teil der Keimscheibe. *p* Periblast (Dotterkerne). A abgefurchte Keimscheibe. B Verschmelzung von Zellen zur Bildung des Periblasts. C Verschmelzung vollzogen, erste Reihe von Periblastkernen entwickelt. D Karyokinetische Vermehrung der Periblastkerne.

von Wenckebach (A. L. III, 4, 1886*) und nimmt eine Mittelstellung ein. Nach derselben soll die erste Reihe von Dotterkernen in der Art, wie Agassiz, Whitman, Ziegler, Kopsch u. s. w. angeben, entstehen, indem die Abfurchung der Randzellen unterbleibt, die weiteren Kernreihen dagegen sollen sich durch Verschmelzung von Blastomeren mit der Dotterkugel bilden. Da Wenckebach und Sobotta an lebendem Material beobachteten, muß die Möglichkeit erwogen werden, ob nicht, durch den Druck des Deckgläschens veranlaßt, Furchungszellen, welche unter normalen Verhältnissen getrennt geblieben wären, aufs neue in abnormer Weise miteinander verschmolzen sind.

Wie für *Belone acus*, so wird von Wilson (A. L. III, 4, 1891) für *Serranus atrarius* (Fig. 237), ferner auch von vielen Forschern für Salmoniden angegeben, daß getrennte Blastomeren mit der anfänglich kernlosen intermediären Schicht verschmelzen und so ein Syncytium im strengsten Sinne des Worts erzeugen. Samassa giebt an, daß die Verschmelzung peripher beginne und nach dem Centrum fortschreite. Oellacher spricht dabei von einem „Eingraben" der Blastodermzellen in den Dotter. Die Lehre von der Verschmelzung gründet sich für die *Salmoniden* auf Beobachtungen an abgetötetem Material; die Verschmelzung wurde daher nicht direkt beobachtet, sondern nur erschlossen. Dieselben Bilder, welche von anderen als Beweise einer nachträglichen Abfurchung angesehen werden, wurden auf Konkrescenz gedeutet. Beide Vorgänge müssen ja dieselben Bilder erzeugen.

Unzweifelhaft paßt die Darstellung, welche Agassiz und Whitman, Kopsch u. s. w. vom Verlauf des Furchungsprozesses des Teleostiereies gegeben haben, viel besser in den Rahmen unserer Kenntnisse vom Furchungsprozeß bei Wirbeltieren, als die Angaben ihrer Gegner. Die *Ganoiden* lehren uns Schritt für Schritt, wie der Furchungscharakter der inäqualen Eier, z. B. der Eier von *Petromyzonten* und

Amphibien, durch die Zunahme und Lokalisation des Dotters in der einen Hälfte des Eies nach der Richtung der meroblastischen Furchung abgeändert wird. *Amia* und noch mehr *Lepidosteus* bilden den Uebergang. Die Keimscheibe, der protoplasmatische Teil des Eies, bietet hier auf dem 16-Zellenstadium im wesentlichen dasselbe Bild wie die Keimscheibe eines Knochenfisches nach Kopsch und Whitman. Die dotterreiche Partie des Eies ist bei *Amia* nur in wenige große Stücke zerlegt, bei *Lepidosteus* bleibt sie nach den neuesten Untersuchungen Eycleshymer's einheitlich, wenn auch die Teilungsfurchen weit über den Aequator des Eies sich über seine Oberfläche ausbreiten. Eine weitere Abnahme der Teilungsenergie würde die Zustände der Teleostier zur Folge haben. Die Teilfurchen greifen auf den nahrungsreichen Abschnitt des Eies anfangs nur wenig über, später verstreichen sie ganz. Da nun die Ganoideneier in dem unvollkommen abgefurchten, dotterreichen Eiabschnitt Kerne enthalten, liegt gar kein Grund vor, daß die Dotterkugel des Teleostiereies vorübergehend ganz kernfrei und demgemäß von der zelligen Entwickelung ausgeschlossen sein sollte, zumal als auf vorgerückten Stadien auch im Dotter des *Teleostier*-Eies wieder Kerne in großer Zahl vorhanden sind.

Wie über die Herkunft der Periblastkerne, so gingen auch über ihr späteres Schicksal die Ansichten der Forscher weit auseinander. Solange His seine Parablasttheorie vertrat, leitete er von der intermediären Schicht und ihren eingestreuten Kernen Blut, Lymphe und Bindesubstanz ab. Wenn er auch inzwischen die Theorie aufgegeben hat, so ist er doch auch in seiner neuesten Publikation der Ansicht, daß die Dotterkerne für die spätere Entwickelung von Bedeutung sind. Auch Kupffer, Hoffmann, v. Kowalewski, Fusari, Henneguy u. a. räumten den Kernen Anteil am Aufbau des Embryo ein; namentlich richtete sich das Augenmerk auf das Entoderm, so daß man von einem Dotterentoderm sprach. Es sollte eine Nachfurchung des Dotters eintreten, die Kerne mit umgebendem Protoplasma sich knospenartig abschnüren und in das Keimmaterial übertreten, wo sie längere Zeit durch besondere Färbung erkennbar seien. Fusari ließ die Nachfurchung auf die Zeit bis zur Gastrulation beschränkt sein; Hoffmann dagegen behauptete, daß die Kerne später wieder die Fähigkeit zur Karyokinese gewännen und dann selbst in der Zeit der Mesoblast- und Chordabildung noch Anteil am Aufbau des Embryo nähmen. Jetzt neigt man immer mehr der Auffassung zu, daß von dem Zeitpunkt an, wo in der oben näher bezeichneten Weise die Dotterkerne zu besonderen Elementen des Embryo sich entwickelt haben, nur ausnahmsweise noch eine Ablösung einiger Zellen vom Dottersyncytium eintritt. Im allgemeinen jedoch seien sie von der Organbildung ausgeschlossen; sie haben nur eine vorübergehende Funktion auszuüben, nach deren Beendigung sie zu Grunde gehen. Die Anfänge absteigender Entwickelung äußern sich in den pluripolaren Mitosen, die in Riesenkernbildung und amitotische Vermehrung übergehen. Man vermutet, daß diese Rolle darin besteht, dem Protoplasma die Assimilation des Dotters zu ermöglichen (Ziegler, Wenckebach, Sobotta, Kowalewsky, Hoffmann). Um diesem Gedanken bestimmteren Ausdruck zu geben, hat H. Virchow (1892) die Bezeichnung Dotterorgan eingeführt, unter welchem Namen er das kernhaltige, ungefurchte Protoplasma meroblastischer Eier versteht. Das „Dotterorgan“ wäre eine Konsequenz der enormen Anhäufung des Nähr-

materials, eine Anpassungserscheinung meroblastischer Eier, für welche die holoblastischen Eier kein Analogon besitzen.

Noch widersprechender als die Angaben über die Dotterkerne sind die Ansichten der Forscher über die „Aequatorialfurche“ des Teleostiereies. Wir haben oben schon einige Versuche, eine Aequatorialfurche bei Teleostiern aufzufinden, kennen gelernt; sie basierten sämtlich auf Beobachtungen, welche sich in der Folge als irrig herausgestellt haben. Wir kommen jetzt zu Versuchen, denen das zu allgemeiner Anerkennung gelangte Furchungsschema zu Grunde liegt. Nach RAUBER wäre die Aequatorialfurche bei *Teleostiern* verloren gegangen. AGASSIZ und WHITMAN sind geneigt, bei der Homologisierung von Furchen nur die Zeit ihrer Entstehung zu benutzen, nicht ihre Anordnung, und nehmen daher an, daß die Aequatorialfurche der Amphibien bei den Teleostiern zu einer vertikalen geworden sei. SOBOTTA vertritt den entgegengesetzten Standpunkt. Er sucht das Charakteristische der Aequatorialfurche oder, wie er sie mit Rücksicht auf die polare Verlagerung nennt, der „Latitudinalfurche“ in ihrem Lageverhältnis und nennt daher Aequatorialfurche die Furche, welche auf dem 16-Zellenstadium die 4 centralen Blastomeren nicht nur von den 12 Randzellen, sondern auch vom Dotter loslöst. Nun besteht diese Furche aus 4 getrennt für sich auftretenden Stücken, den centralen Partieen der 2 Paar Vertikalfurchen (Furche III u. IV). Somit würde die Aequatorialfurche in ihren einzelnen Abschnitten sich zu ganz verschiedenen Zeiten anlegen. FUSARI verlegt die äquatoriale Furche noch später, sie soll zu stande kommen, wenn das 16-zellige Blastoderm in 16 centrale völlig abgelöste Blastomeren und 16 Randzellen zerlegt wird. Bei *Salmoniden* wiederum, welche in ihrer Furchungsweise, wie schon hervorgehoben wurde, vieles Besondere haben, werde die Aequatorialfurche durch die vierte Teilung gegeben, indem die 8 Furchungskugeln der dritten Teilung, in zwei übereinander liegende Lagen zerlegt werden (HENNEGUY, HOFFMANN, ZIEGLER, SAMASSA), doch soll es auch vorkommen, daß schon die 8 ersten Blastomeren in 2 Lagen angeordnet sind (Fig. 238).



Fig. 238. Aequatoriale Furchung des Lachseies auf dem 8-Zellenstadium. Nach HOFFMANN. Vergr. 35:1.

Es hat keinen Zweck, hier die verschiedenen Versuche, eine Aequatorialfurche im Teleostierei nachzuweisen, genauer zu besprechen. Die Frage nach der Aequatorialfurche gehört wahrscheinlich zu den Fragen, welche nicht beantwortet werden können, weil die Fragestellung eine falsche ist. Die Fragestellung setzt als bewiesen voraus, daß in der Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere eine Aequatorialfurche oder ein Aequivalent derselben vorkommen müsse. Das ist nun aber ganz und gar nicht der Fall. Es würde der Fall sein müssen, wenn jeder Furchungsschritt in der Wirbeltierentwickelung eine ganz besondere Aufgabe hätte und im Sinn ROUX's eine qualitative Sonderung des Materials bewirken würde. Wir haben aber oben gesehen und werden noch weitere Beweise dafür beizubringen haben, daß ein solcher specifischer Charakter den einzelnen Furchungsstadien fehlt, daß die

Furchung nur die Aufgabe hat, das Embryonalmaterial in kleine Stücke zu zerlegen. Wie das geschieht, ob dabei unter anderem auch eine äquatoriale Teilung vorkommt, hängt von der Anordnung der zu teilenden Masse ab. Diese Anordnung ist aber bei der flächenhaften Ausbreitung des Teleostierkerns eine für die Aequatorialfurchung äußerst ungünstige, und zwar ungünstig in verschiedenem Grade, so daß in manchen Fällen (*Salmoniden*) Furchen, die Aehnlichkeit mit der Aequatorialfurche der ***Amphibien*** haben, zustande kommen, in anderen Fällen wieder nicht[1]).

Experimentelle Untersuchungen. Für die geäußerte Auffassung kann man ein sehr interessantes Experiment MORGAN's anführen. Derselbe entfernte von dem widerstandsfähigen Ei von ***Fundulus*** die Hälfte bis $^2/_3$ des Nahrungsdotters. Die Folge war, daß die Keimscheibe sich zu einer Kugel abrundete, ja sogar sich senkrecht zu ihrer ursprünglichen Hauptausdehnung kegelartig erhob. Eine weitere Folge war, daß der Furchungsmodus völlig umgeändert wurde. Häufig folgte auf die zwei ersten Meridionalfurchen eine äquatoriale, ja es konnte sogar an die erste Meridionalfurche sich direkt eine Aequatorialfurche anschließen. Andererseits konnte es vorkommen, daß von den 4 Quadranten, die nach Ablauf der ersten 2 Meridionalfurchen entstehen, einer die vertikale Furchung des Teleostiereies beibehielt, die anderen sich äquatorial teilten. In den meisten Fällen entstanden normale Embryonen, ein sicherer Beweis, daß die Art, wie das Keimmaterial geteilt wird, keinen Einfluß auf das Zustandekommen eines normalen Embryo hat.

Für die Frage nach dem qualitativen Wert der einzelnen Teilfurchen ist endlich ihr Verhältnis zu den Hauptebenen des ausgebildeten Fisches von großer Bedeutung. Viele Forscher haben sich vergeblich bemüht, hierüber ins klare zu kommen. Andere geben an, daß durch die erste Meridionalfurche die Lage der Sagittalebene bestimmt werde, andere wieder kamen zu dem Resultat, daß die erste Furchungsebene die Längsachse des Fischchens senkrecht durchschneidet, aber je nach den Individuen an sehr verschiedenen Punkten derselben (BATAILLON 1897).

---

1) Im Anschluß an obige Auseinandersetzungen erwähne ich eine die gleichen Fragen in ähnlichem Sinn behandelnde Arbeit GRÖNROOS's (1899), welche mir erst bei der Korrektur dieses Druckbogens zu Gesicht gekommen ist. GRÖNROOS geht von seiner von mir ausführlich berücksichtigten Darstellung der Furchung des *Salamander-* und *Triton*-Eies aus und wendet sich gegen die vielfachen Versuche, bei den *Teleostiern* ein Aequivalent der Aequatorialfurche zu finden, sowie gegen die Lehre vom Anachronismus der Furchen und die dieser Lehre zu Grunde liegende Auffassung, daß die Furchungsebenen „zu den Hauptrichtungen oder zu sonstigen Formationen des Embryonalkörpers“ bestimmte „morphologisch genetische Beziehungen haben“; es sollen nicht einmal „geometrische Beziehungen zwischen den beiderlei Gebilden vorliegen“. „Die Furchen seien hinfällige Erscheinungen, deren Bedeutung sich je auf einen kurzen Abschnitt der Furchungsperiode beschränke, und von denen im embryonalen Körper keine bestimmten Derivate existieren“. Soweit mit GRÖNROOS in Uebereinstimmung, kann ich mich seinen weiteren Auseinandersetzungen nicht anschließen, in denen er versucht, eine „Homologie der Furchen“ auf die Descendenz der Kerne, zwischen denen sie durchschneiden, zu begründen: „Homolog sind diejenigen Furchen, welche je zwei zu gleichnamigen Kerngenerationen gehörige Geschwisterkerne trennen oder getrennt haben“. Mir scheint hier der Begriff „Homologie“, welcher in der vergleichenden Anatomie der Organe einen guten Sinn hat, weil man bei jedem Organ zwischen einem morphologischen und einem physiologischen Charakter unterscheiden kann, in einer Weise verwandt zu werden, welche ihn zu einem inhaltlosen Wort macht. Was GRÖNROOS will, würde im Wesentlichen auf ein rationelles Numerieren der Furchen hinauslaufen: daß man die Furchen nicht nach der Zeit ihres Auftretens, sondern nach der Zeit der zugehörigen Karyokinese bezeichnen sollte.

Methodische Untersuchungen haben zu dem Resultat geführt, daß keine der beiden letztgenannten Anschauungen richtig ist. Bei *Batrachus tau* fand CORNELIA CLAPP (A. L. III, 4, 1891), daß bei einigen wenigen Eiern die erste Meridionalfurche und die Sagittalebene zusammenfallen, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle jedoch beide Ebenen einen größeren oder kleineren Winkel miteinander bilden. Der Winkel kann einem rechten Winkel nahezu gleich werden, doch kommt es nicht vor, daß volle 90° erreicht werden und damit die Sagittalebene, wie BATAILLON annimmt, in die Richtung der zweiten Meridionalfurche zu liegen kommt.

Sprechen diese Verhältnisse zu Gunsten der Auffassung, daß die beiden ersten Blastomeren untereinander vollkommen gleich sind, so wird dieselbe noch weiter bewiesen durch Experimente, bei denen eine der beiden Furchungskugeln nicht nur durch einen heißen Draht abgetötet, sondern weiterhin auch vollkommen entfernt wurde (MORGAN). Die übrig bleibende Blastomere rundete sich dann von neuem ab und lieferte einen vollkommenen Embryo. Von einer Postgeneration kann hierbei keine Rede sein. Denn die Blastomere beginnt nach der Abrundung sofort sich nach Art einer unverletzten Keimscheibe abzufurchen: es bilden sich zunächst zwei Meridional-, dann später die vier den Meridionalfurchen parallelen Vertikalfurchen aus. Wenn der aus der halben Keimscheibe abstammende Embryo später hinter der Größe eines aus der ganzen Keimscheibe entwickelten Embryo nicht um die Hälfte zurückbleibt, sondern erheblich größer wird, so ist das ganz begreiflich. Steht ihm doch der gesamte Dotter zu seinem Wachstum zur Verfügung.

Blastula. Das Endresultat des Furchungsprozesses ist die Bildung einer vielschichtigen Keimscheibe, die allmählich den Dotter umwächst. Am Rande der Keimscheibe liegt der Periblast oder das Dotterorgan, eine ungesonderte Protoplasmamasse mit zahlreichen eingestreuten Riesenkernen, welche mit dem Vorrücken des Keimscheibenrandes ebenfalls nach abwärts rückt. Der Rand der Keimscheibe ist zum „Keimwulst" verdickt, auf einer Seite mehr als an den übrigen Stellen. Dadurch wird eine bestimmte Orientierung in der Keimscheibe ermöglicht, indem die verdickte Stelle des Keimwulstes den Teil der Embryonalanlage bezeichnet, aus welchem sich später das hintere Ende des Embryo entwickelt.

Die einseitige Verdickung des Keimwulstes bedingt eine excentrische Lage der Keimhöhle. Diese findet sich als ein ansehnlicher Hohlraum zwischen dem Zellmaterial der Keimscheibe und der Oberfläche des Dotters, resp. der diesen bedeckenden Periblastschicht. Ueber ihre Bildungsweise lauten die Angaben verschieden. Manche Forscher unterscheiden zwischen Furchungshöhle und Keimhöhle, die beide miteinander nichts zu thun haben sollen. Die Furchungshöhle soll während des Furchungsprozesses als ein Hohlraumsystem innerhalb des Haufens der Furchungskugeln entstehen und schwinden, wenn die Keimhöhle, die nicht innerhalb, sondern unterhalb der Keimscheibe liegt, als eine Neubildung entsteht. Richtiger ist es wohl, zu sagen, daß die Furchungshöhle allmählich in die Keimhöhle übergeht, indem die locker gruppierten tieferen Furchungskugeln sich allmählich den epithelartig gefügten oberen Blastomeren anschließen.

VI. Elasmobranchier.

In dem Kapitel über Reife und Befruchtung hatten wir gesehen, daß das Ei der *Selachier* eine Keimscheibe erkennen läßt, welche namentlich nach Ablauf der Befruchtung vom Nahrungsdotter scharf abgesetzt ist und sich von ihm durch besondere, meist orangegelbe Farbe unterscheidet. Vom grobkörnigen Dotter, der Hauptmasse des Nahrungsdotters, wird die Keimscheibe durch einen lichten Hof getrennt, welcher aus feinkörnigem Dotter besteht und „Keimwall" (besser „Dotterwall") genannt wird. Die Keimscheibe umschließt den aus Kopulation von Ei und Spermakern entstandenen Furchungskern und mehr oder minder zahlreiche Nebenspermakerne, für welche wir im folgenden den von Rückert eingeführten Namen „Merocytenkerne" beibehalten wollen.

Im Gegensatz zu allen bisher betrachteten Furchungsweisen besteht gleich von Anfang zwischen Kernteilung und Verlauf der Furchung keine Koincidenz. Die Kernteilung eilt der Abfurchung voraus, so daß aus dem Furchungskern schon 4, selbst 8 Tochterkerne entstanden sein können, ehe die erste Furche auftritt. Wie der Furchungskern, so teilen sich auch die Nebenspermakerne karyokinetisch, aber im Vergleich zu ihm langsamer, so daß sie sich in den Prophasen befinden, wenn jener schon zur Spindel geworden ist. Auch innerhalb der Merocytenkerne ergeben sich Unterschiede, indem die Kerne im Umkreis des Furchungskerns ein rascheres Tempo der Entwickelung einhalten als die peripheren. Daß für das verschiedene Verhalten der Merocytenkerne die Nachbarschaft des Furchungskerns maßgebend ist, nicht etwa die Nähe des Keimscheibencentrums, geht aus den Fällen hervor, bei denen der Furchungskern excentrisch lagert, indem dann die Merocytenkerne im Umkreis des Furchungskerns, nicht diejenigen, welche dem Centrum der Keimscheibe benachbart liegen, in der Entwickelung voran sind.

Für die Entwickelung der Furchen sind nur die Furchungskerne und ihre Teilungen maßgebend; die Merocytenkerne können schon deswegen keine Rolle spielen, weil sie im Lauf der Furchung aus der Keimscheibe austreten und in den Dotter gelangen, wie das später noch besprochen werden soll. Die erste Furche, welche entsteht, ist stets eine meridionale; sie tritt nicht selten stark excentrisch auf und breitet sich nur langsam gegen den Rand der Keimscheibe aus. Dieser ist sehr häufig gegen den Keimwall durch eine Einkerbung abgesetzt, die Grenzfurche Sobotta's, welche vielleicht dadurch veranlaßt wird, daß um diese Zeit die Merocytenkerne aus der Keimscheibe auf den Keimwall übertreten. Zu einer solchen Vermutung giebt die Wahrnehmung Veranlassung, daß auch sonst die Merocyten auf das Oberflächenrelief des Keimes einen bestimmenden Einfluß ausüben (Fig. 240). Es entstehen kleine Höcker, welche sogar wie Furchungskugeln sich abschnüren können. Da sie Merocytenkerne enthalten, sind sie zweifellos durch den Einfluß derselben hervorgerufen. Für den Verlauf des Furchungsprozesses haben diese Vorgänge keine Bedeutung, da die Grenzfurchen wie die Höckerbildungen nicht konstant auftreten und im weiteren Verlauf wieder verstreichen; auch liegen sie außerhalb des Bereichs der Keimscheibe.

Die erste Furche scheint bei den einzelnen Arten zu verschiedenen Zeiten aufzutreten; Rückert fand sie bei *Pristiurus* zum erstenmal bei einer Keimscheibe mit zwei aus dem Furchungskern hervorgegangenen Spindeln (also bei beginnender zweiten Teilung des Furchungskerns), bei *Torpedo* noch später bei Keimscheiben mit 4, 8 und mehr Tochterkernen (Fig. 239 I). Dies ist wichtig, um die mancherlei Abnormitäten der zuerst auftretenden Furche zu verstehen; sie kann entweder der ersten Furche, oder der zweiten Furche holoblastischer Eier entsprechen, was daraus hervorgeht, daß sie in einem Falle Kerne trennt, welche, wie aus ihrer Lagerung mit Sicherheit geschlossen werden kann, aus der ersten Teilung des Furchungskerns hervorgegangen sind, im

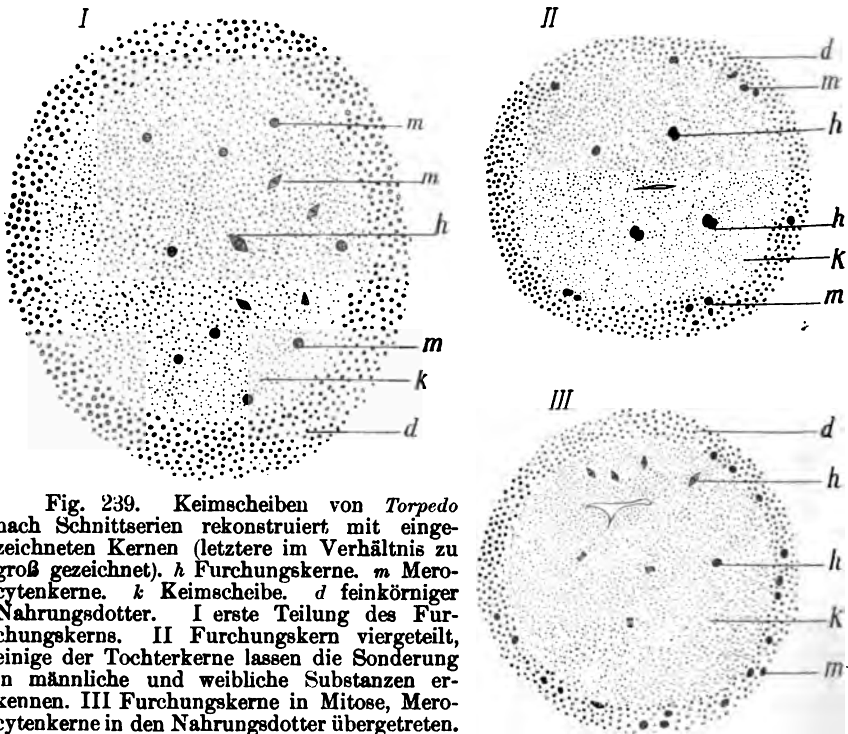


Fig. 239. Keimscheiben von *Torpedo* nach Schnittserien rekonstruiert mit eingezeichneten Kernen (letztere im Verhältnis zu groß gezeichnet). *h* Furchungskerne. *m* Merocytenkerne. *k* Keimscheibe. *d* feinkörniger Nahrungsdotter. I erste Teilung des Furchungskerns. II Furchungskern viergeteilt, einige der Tochterkerne lassen die Sonderung in männliche und weibliche Substanzen erkennen. III Furchungskerne in Mitose, Merocytenkerne in den Nahrungsdotter übergetreten.

anderen Falle Kerne, welche nur Produkte der zweiten Teilung sein können. Oefters ist die Furche T-förmig und entspricht somit einer Kombination der ersten und zweiten Furche. Die T-förmige Furche kann in ihren Schenkeln unregelmäßig entwickelt sein, so daß die Keimscheibe, wie z. B. die in Fig. 239 III dargestellte, mit 8 Spindeln versehene, in 3 völlig ungleichwertige Stücke zerlegt wird, ein großes Stück, welches einer ersten ungeteilten Blastomere entspricht und 4 Spindeln enthält, ein mittleres mit 3 und ein kleines Stück mit 1 Spindel. Letztere beiden Stücke entsprechen gemeinsam der zweiten Blastomere. Ihre Sonderung in ungleiche Teile läßt erkennen, daß der sie trennende Schenkel der T-Furche nicht der zweiten Meridionalfurche entspricht, sondern einer Furche des IV. Teilungsstadiums. Wir stehen hier vor Erscheinungen, wie sie bei geschädigten holoblastischen Eiern vorkommen, bei denen

auch die Kernteilungen den Zellteilungen vorauseilen, so daß letztere dann nicht mehr genötigt sind, den normalen Rhythmus einzuhalten. Das schädigende Moment ist in der Einlagerung des enormen Dottermaterials gegeben, welches mit der Keimscheibe enger verbunden ist als bei den *Teleostiern* und die Bewegungen derselben viel hochgradiger behindert. Immerhin lassen die Eier der *Selachier* noch ein an die Teleostier erinnerndes Merkmal erkennen, durch welches sie sich von den meroblastischen Eiern der *Sauropsiden* unterscheiden, daß nämlich die Furchen, wenn auch später als bei *Teleostiern*, so doch sehr viel früher als bei *Sauropsiden* bis zum Rand der Keimscheibe durchschneiden. Schon auf dem V. oder VI. Furchungsstadium wird der Rand der Keimscheibe erreicht. Hierin spricht sich eine größere Unabhängigkeit des Keimes vom Dotter aus, als sie bei *Sauropsiden* vorhanden ist.

Wenn schon auf den allerersten Stadien sich die Neigung zu

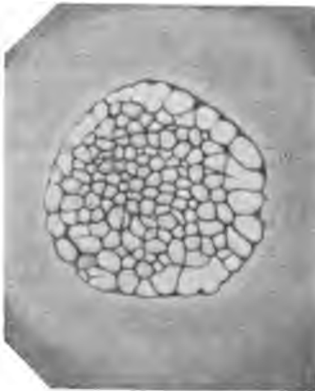
A 
B 
C 
D 
E 
F 

Fig. 240. Oberflächenansichten von Furchungsstadien von *Torpedo ocellata*. A Stadium von 8 Furchungskernen, erste Furche. B 8 Furchungskerne, Kreuzfurche. C 8 Furchungskerne, Bildung der ersten Vertikalfurchen. D 16 Furchungskerne, Bildung der zweiten Vertikalfurchen. E Stadium von 145 Furchungskugeln. F Meridionalschnitt durch ein ausgereiftes Ei von *Torpedo marmorata* nach RÜCKERT.

einem variablen, von der Norm abweichenden Verlauf der Furchung bemerkbar macht, so kann Regelmäßigkeit noch weniger von den weiteren Stadien erwartet werden; und so erwecken die meisten Bilder, welche von Oberflächenansichten von Selachierkeimscheiben gegeben worden sind, den Eindruck größter Unregelmäßigkeit. Immerhin kommt gelegentlich der Furchungsrhythmus zum Ausdruck, welcher die Folge der scheibenförmigen Ausbreitung des Keimmaterials ist und darin besteht, daß auf die beiden ersten Meridionalfurchen ein drittes und viertes System von Vertikalfurchen folgt. So giebt Fig. 240 B das durch die ersten Meridionalfurchen bedingte Kreuz (ein auch von Gerbe und Balfour abgebildetes Stadium), Fig. C die Vertikalfurchen des III. Furchungsstadiums, wie wir sie von *Teleostiern* kennen, wenigstens auf einer Seite der Keimscheibe in regelmäßiger Weise entwickelt. (Samassa [1894] bildet eine Keimscheibe von *Scyllium catulus* ab, bei welcher die Vertikalfurchen, wenn auch unregelmäßig, so doch in typischer Zahl beiderseits entwickelt sind.) Fig. D zeigt die 4 centralen, von keilförmigen Stücken umgebenen Blastomeren, welche entstehen, wenn die Vertikalfurchen des IV. Stadiums die meridionalen und vertikalen Furchen der früheren Stadien kreuzen, nur daß unvollkommene Entwickelung der letzteren Ursache ist, daß die Zahl der peripheren Keile anstatt 12 nur 10 beträgt. Die Abgrenzung der 4 centralen Stücke, welche in ganz gleicher Weise auch von Gerbe (1872) beobachtet worden sind, ist jedenfalls nicht auf eine Aequatorialfurche, wie der französische Forscher annimmt, zurückzuführen. Eine Aequatorialfurche kommt wie bei allen flächenhaft ausgebreiteten Keimen nicht zur Entwickelung.

Noch deutlicher als durch die Anordnung der Furchen werden die in Rede stehenden Verhältnisse durch die Anordnung der Kernspindeln während der ersten Mitosen erläutert. Dieselben liegen nach Rückert's Untersuchungen bis zum Stadium von 16 Blastomeren nahezu horizontal, d. h. der Oberfläche parallel. Demgemäß sind in der Regel zur Zeit der vierten Kernteilung noch sämtliche Furchungskugeln mit dem Dotter an ihrer Basis verbunden (Fig. 241 I), wenn es auch vorkommt, wie Samassa beobachtet hat, daß einzelne der centralen Kugeln schon jetzt sich abschnüren, wahrscheinlich unabhängig von Kernteilungen. Erst zur Zeit der V. Teilung stellen sich einige der Spindeln vertikal ein, und zwar sind es diejenigen, welche den centralen Blastomeren angehören. Wenn die Teilung zum Austrag kommt, zerfallen diese centralen Blastomeren jedesmal in eine oberflächliche, vollkommen abgeschnürte Zelle und eine tiefe, mit dem Dotter verbunden bleibende Zelle. Damit beginnt die Keimscheibe zweischichtig zu werden, was auf dem folgenden Stadium (64 Furchungskerne) noch deutlicher wird (Fig. 241 III). Eine oberflächliche Lage von Blastomeren ist völlig abgeschnürt, eine tiefere an der Basis mit dem Nahrungsdotter verbunden. Zwischen beiden Lagen liegt ein Hohlraum, die „Furchungshöhle". Um diese Zeit ungefähr wird Synchronie von Zell- und Kernteilung erreicht, so daß etwa gleichviel Furchungskerne wie Blastomeren vorhanden sind. Wie wir gesehen haben, wird auch die Keimscheibe der Teleostier auf dem V. Teilungsstadium zweischichtig, in der Regel jedoch mit dem Unterschied, daß die Zweischichtigkeit auf das Centrum beschränkt bleibt und daß hier beide Zellenlagen vom Dotter getrennt sind,

während die peripheren Blastomeren einschichtig sind und in den Dotter übergehen. Immerhin giebt es *Teleostier* (*Salmoniden*), bei denen ähnliche Verhältnisse wie bei *Selachiern* herrschen.

Ueber die Bildung der Vertikalfurchen hat KASTSCHENKO (1888) die auffällige Angabe gemacht, daß zunächst Vakuolen entstehen, welche zusammenfließen und schließlich, nach außen durchbrechend, die Furchen erzeugen. Nach RÜCKERT dagegen entstehen die Furchen von Anfang an als Einkerbungen der Oberfläche, welche sich in die Tiefe als Demarkationslinien, aber zunächst noch ohne Trennung des Zusammenhangs verfolgen lassen. Am Grund dieser Demarkationslinien sollen nun in der That unabhängig von der Oberflächeneinfurchung Vakuolen entstehen, hervorgerufen durch die Attraktion, welche der Kern auf das Protoplasma ausübt (Fig. 241); sie sollen erst sekundär mit den Furchen in Verbindung treten.

Die besprochenen Furchungsstadien sind zeitlich leicht ausein-

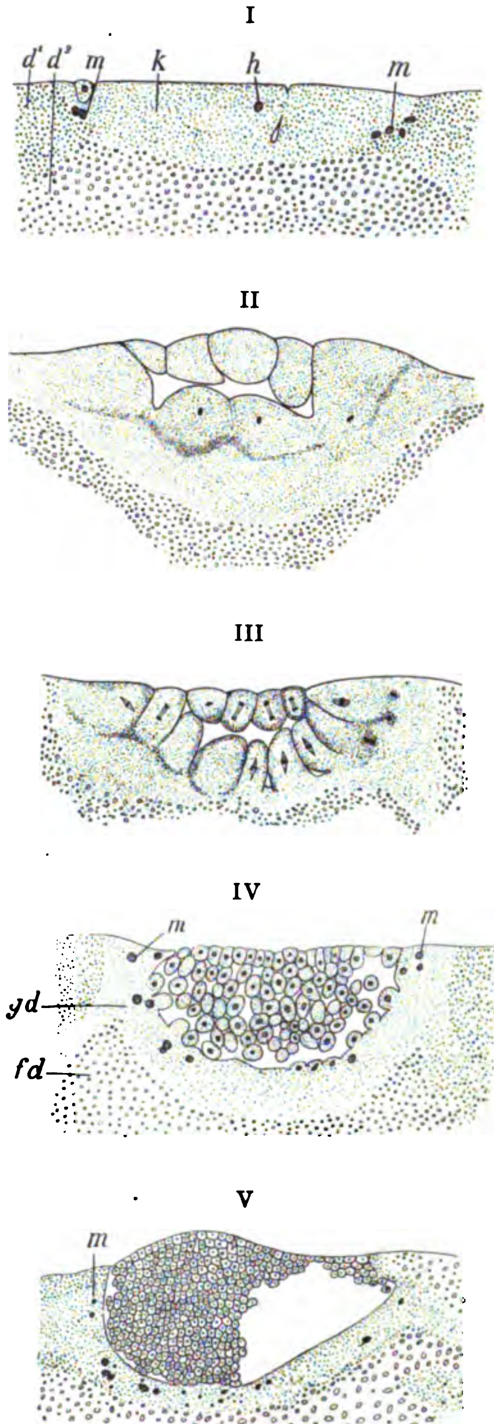


Fig. 241. Meridionalschnitte durch Keimscheiben I, III, IV, V von *Torpedo ocellata*, II von *Scyllium canicula*. I 8 Furchungskerne. II 32, III 64 Furchungskerne. IV und V Bildung der Keimhöhle, das hintere embryonale Ende der Keimscheibe nach rechts gewandt (n. RÜCKERT).

anderzuhalten, weil die Kerne aller Furchungskugeln von gleichem Alter ziemlich gleichzeitig in Teilung treten und sich daher immer ungefähr auf gleichem Stadium der Mitose befinden. Geringfügige, leicht in Rechnung zu ziehende Unterschiede treten zwischen den centralen und randständigen Blastomeren auf, indem bei letzteren die Teilung ein wenig verzögert ist. Diese Synchronie aller einem und demselben Stadium angehörigen Kernteilungen soll nach Sobotta und Samassa frühzeitig aufhören; nach Rückert soll sie dagegen bei *Torpedo* sich bis zum IX. Furchungsstadium, zum Teil sogar bis zum X. Stadium erkennen lassen. Allmählich wird dabei die Keimscheibe vielschichtig und bildet eine bikonvexe in eine Mulde der Dotterkugel eingebettete Zellmasse. Die im Dotter enthaltenen Furchungskerne werden Ausgangspunkt der „Nachfurchung", d. h. es bilden sich Kerne enthaltende Höcker, welche sich abschnüren und als selbständig gewordene Furchungszellen die Keimscheibe vergrößern helfen (241 IV).

Innerhalb der Keimscheibe verlangt die verschiedene Größe der Blastomeren Beachtung, weil es sich hierbei um eine ganz regelmäßige Struktur handelt: 1) die centralen Blastomeren sind kleiner als die peripheren; 2) durch eine Linie, welche der späteren Transversalachse entspricht, kann man die Keimscheibe in zwei Hälften zerlegen, von denen die eine im Durchschnitt größere Zellen enthält als die andere. Da der erläuterte Größenunterschied der Blastomeren schon zu einer Zeit auftritt, in welcher die Synchronie der Teilungen noch gewahrt ist, kann er nicht durch das verschiedene Teilungsalter der Zellen hervorgerufen sein, wenn dasselbe später auch beitragen mag, vorhandene Unterschiede zu steigern. Dagegen ist es äußerst wahrscheinlich, daß die verschiedene Beschaffenheit der Keimscheibe mit der oft sehr ausgesprochenen excentrischen Lage des Furchungskerns zusammenhängt derart, daß der Teil des Keimes, nach welchem hin die Verschiebung des Furchungskerns stattgefunden hat, das kleinzellige Material liefert.

Der Größenunterschied, welchen die Zellen in den verschiedenen Abschnitten der Keimscheibe erkennen lassen, wird auch für andere Wirbeltiergruppen mit meroblastischen Eiern beschrieben; er erinnert ferner an das, was wir früher schon vom Ei der ***Amphibien*** kennen gelernt haben. Wie bei den ***Amphibien***, so läßt sich auch bei den *Selachiern* nachweisen, daß der kleinzellige Teil der Keimscheibe dem hinteren Ende entspricht, dem „embryonalen" Rand, dem Rand, von welchem aus die Anlage des Embryo beginnt. Dieser hintere Rand ist um diese Zeit schon durch zwei weitere Merkmale vom vorderen unterschieden: 1) er ist dadurch ausgezeichnet, daß in seiner Nachbarschaft die Keimhöhle zuerst auftritt und auch später sich ansehnlicher entwickelt; 2) er ist viel lockerer mit dem unterliegenden Dotter verbunden als der vordere, weil an diesem die Abfurchung langsamer vor sich geht. Infolgedessen hebt sich die Keimscheibe am hinteren Ende leicht vom Dotter ab, was Rückert jedoch auf ungenügende Konservierung zurückführt. In dieser Hinsicht ist His (1897) anderer Meinung, welcher angiebt, daß am hinteren Rand die Keimscheibe normalerweise vom unterliegenden Dotter getrennt sei und die Keimhöhle daher hier nach außen klaffe. Die Oeffnung soll zu stande kommen, indem die

am hinteren Rand des Blastoderms gelagerten Furchungskugeln mit dem Dotter verschmelzen und die Dotterkerne liefern. Die His'sche Ansicht verlangt Beachtung, da auch für die Vogelkeimscheibe behauptet wird, daß die Keimhöhle nach außen kommuniziert.

Was nun die Keimhöhle anlangt, so ist die Bildungsweise derselben strittig: es stehen sich hier dieselben beiden Auffassungen gegenüber, welche uns bei den Untersuchungen über die übrigen diskoidal sich furchenden Wirbeltiereier entgegentreten. Schon frühzeitig, wenn die Blastomeren sich in zwei Lagen sondern, in eine oberflächlich vollkommen abgeschnürte und eine tiefere, welche mit dem Dotter verbunden bleibt, ist zwischen beiden eine Spalte erkennbar, welche wir „Furchungshöhle" bezeichnet haben (Fig. 241 III). Manche Forscher sind der Ansicht, daß diese Furchungshöhle schwindet und die Keimhöhle als eine völlige Neubildung entsteht. Nach Kastschenko und Samassa soll letztere durch Erweichung des Dotters entstehen, daher der Name „Resorptionshöhle". Andere lassen die eine Höhle in die andere übergehen; sie nehmen eine allmähliche Verschiebung der Furchungshöhle an: indem immer neue Zellen vom Dotter abgeschnürt werden und sich der obersten Blastodermschicht anschließen, rückt der Spalt tiefer und nimmt schließlich die Lage der Keimhöhle ein, wenn die Dotterabfurchung beendet oder wenigstens nahezu beendet ist. Damit kommt der Raum zwischen Dotter und Keimscheibe zu liegen. Anfangs ein enger Spalt in der Nähe des hinteren Randes, breitet sich die Keimhöhle zu einem ansehnlichen Hohlraum aus, der allmählich sich auch nach vorn ausdehnt (Fig. 241 V).

Um die Besprechung des Blastulastadiums zu Ende zu führen, sei schließlich noch hervorgehoben, daß die anfänglich gleichförmig abgerundeten Blastodermzellen sich in zwei Lagen sondern: eine oberflächliche Zellschicht von epithelialem Charakter und einen darunter gelegenen Haufen von Zellen, welche zunächst das alte Gefüge beibehalten. Wenn nun die Keimscheibe über den Dotter wächst, indem sie ihren Durchmesser vergrößert und ihre bikonvexe Linsengestalt zu einer dünnen Scheibe abplattet, muß die epitheliale Schicht sich gewaltig ausdehnen. Zum Teil geschieht dieses Wachstum durch Teilung der vorhandenen Zellen, zum Teil dadurch, daß sich neue Zellen von unten aus dem lockeren Zellenhaufen heraus in den epithelialen Verband einfügen, ein Zeichen, daß auf diesem Zeitpunkt von einer Unterscheidung der Keimblätter Ektoblast und Entoblast noch nicht die Rede sein kann.

Wir müssen nunmehr noch das Schicksal der aus den Nebenspermatozoen hervorgegangenen Merocytenkerne nachtragen und das Verhältnis derselben zu dem Dotter besprechen. Wir haben gesehen, daß dieselben sich wie der Furchungskern karyokinetisch vermehren, mit der Zeit aber aus der Keimscheibe ausscheiden und in den Dotter gelangen. Ihre Verlagerung ist offenbar eine passive; sie werden aus der Keimscheibe verdrängt, je mehr der Furchungskern Herrschaft über das Protoplasma derselben gewinnt; sie treten daher am frühesten an Stellen aus, wo der Furchungskern oder seine Abkömmlinge dem Keimscheibenrand genähert sind, was nicht selten zutrifft, da der Furchungskern oft von Anfang an excentrisch lagert. Um die Zeit, wo der Furchungskern seine dritte Teilung beendet hat, sind bei *Torpedo* in der Regel alle Merocytenkerne schon im Dotter ange-

langt; sie treffen hier Kerne vor, welche von Spermatozoen stammen, die direkt in den Dotter eingedrungen waren.

Innerhalb des feinkörnigen Dotters des Keimwalles verlieren die Merocytenkerne an Vitalität; sie vermehren sich zwar noch eine Zeit lang und erzeugen Kernnester, welche durch successive Teilung eines Mutterkerns entstanden sind; allein ihre Mitosen werden unregelmäßig; es entstehen pluripolare Spindeln, ferner Spindeln, deren Seitenplatten nicht genügend auseinanderweichen, so daß die Tochterkerne später dicht bei einander lagern, vielleicht sogar wieder untereinander verschmelzen. Im weiteren Verlauf bilden sich Kerne mit klumpigem Chromatin oder locker strukturierte Riesenkerne. Gelegentlich nehmen dieselben wie die im Dotter verbliebenen Furchungskerne an der Nachfurchung Anteil; sie liefern dann mit dem sich ihnen anschließenden Protoplasma große Zellen, die Megasphären, welche sich durch ihren Dottergehalt von den übrigen Furchungszellen unterscheiden, an der Organbildung aber, wie jetzt im Allgemeinen angenommen wird, sich nicht beteiligen.

In den genannten Merkmalen — karyokinetische Vermehrung mit abnehmender Vitalität, Umbildung zu Riesenkernen, Einlagerung in den Dotter, gelegentliche Abfurchung zu Megasphären — gleichen die Merocytenkerne den Dotterkernen, wie wir sie bei *Teleostiern* schon kennen gelernt haben und bei *Sauropsiden* noch weiter werden besprechen müssen. Man findet auch bei *Selachiern* auf vorgerückten Entwickelungsstadien dasselbe Dottersyncytium wieder wie bei *Vertebraten* mit meroblastischen Eiern.

In diesen Analogieen zu den Dotterkernen anderer Wirbeltiere war nichts Wunderbares gegeben, solange man den Merocytenkernen der *Selachier* gleiche Entstehung wie diesen zuschrieb und je nach der Auffassungsweise durch freie Kernbildung oder durch Teilung von Furchungskernen ableitete. Der Name „Merocyten“ stammt aus dieser Zeit. Rückert (1885), der ihn in die Litteratur einführte, leitete damals die Merocyten noch von dem Furchungskerne ab: es sollten im Laufe der ersten Entwickelung des Selachiereies vollkommen abgefurchte Zellen, „Holocyten“, entstehen und mit dem Dotter verbundene Zellen, „Merocyten“. Erst allmählich würden letztere zu Holocyten abgefurcht und wie diese zum Aufbau des Embryo verwandt. Theoretische Schwierigkeiten entstanden erst, als Kastschenko und bald darauf auch Rückert nachwiesen, daß zahlreiche Kerne schon zu einer Zeit im Dotter vorhanden sind, in welcher der Furchungskern noch einheitlich und die Keimscheibe noch ungefurcht ist. Wenn auch Kastschenko selbst noch an der Möglichkeit der Ableitung vom Furchungskern festhielt, so wies jedoch Rückert bald den genetischen Zusammenhang mit Nebenspermatozoen nach, eine Auffassung, welcher sich auch Beard, Samassa und Sobotta anschlossen und die nach der ausführlichen Darstellung Rückert's (vergl. Befruchtung p. 555) wohl kaum in Zweifel gezogen werden kann.

Beim derzeitigen Stand der Beobachtungen sind drei Auffassungen möglich.

1) Die aus Spermatozoen entstandenen Merocyten vikariieren für die Dotterkerne der übrigen Wirbeltiere; obwohl verschiedenen Ursprungs, übernehmen sie doch die gleichen physiologischen Leistungen,

die Leistungen des „Dotterorgans“; da diese nicht im Aufbau von bleibenden Organen des Embryo bestehen, scheint diese Auffassung zunächst auf keine größeren theoretischen Bedenken zu stoßen, wie RÜCKERT hervorhebt.

2) Eine zweite, von SOBOTTA und VIRCHOW vertretene Auffassung nimmt an, daß die Nebenspermakerne der Selachier sich eine Zeit lang zwar weiter entwickeln, dann aber wie bei den *Amphibien* zu Grunde gehen, daß an ihre Stelle echte Dotterkerne treten, die wie sonst vom Furchungskerne abstammen. SOBOTTA vermutet, daß bei der Abfurchung des Eies ein Teil der Kerne im Dotter zurückbleibt und das unter der Keimscheibe gelegene Syncytium liefert. In der Peripherie sollen sogar, ähnlich wie bei *Teleostiern*, unvollkommen abgefurchte Blastomeren wieder mit dem Keimwall verschmelzen, worauf es zurückzuführen sei, daß auf einem bestimmten Stadium der Entwickelung die Abgrenzung der Keimscheibe vom Dotter sich verwische. Nur durch die Annahme, daß die Dotterkerne Abkömmlinge des Furchungskerns sind, sei es zu erklären, daß ihre Zahl bei allen Eiern ungefähr die gleiche sei, während der Grad der Polyspermie außerordentlich schwanke. Von dieser Auffassungsweise würden sich die Resultate, zu denen HIS gekommen ist, nicht allzu sehr entfernen: daß nämlich völlig getrennte Blastomeren sekundär mit dem Dotter verschmelzen und so ein echtes Syncytium liefern. Denn es würde auch hier die Grundauffassung gewahrt sein, daß die Dotterkerne nicht von Nebenspermatozoen, sondern vom Furchungskern abstammen. Die Bilder freilich, auf welche HIS (1897) sich stützt, kommen auf die Bilder hinaus, welche auch RÜCKERT gegeben und auf verspätete Abfurchung bezogen hat. So fundamental verschieden die Prozesse sind, so lassen sie sich durch Untersuchung abgetöteten, in Schnitte zerlegten Materials oft schwer auseinanderhalten.

3) Eine dritte Möglichkeit wäre endlich, daß das Dottersyncytium verschiedener Abstammung ist und Merocytenkerne und Furchungskerne zugleich enthält.

RÜCKERT, welcher die ersten Entwickelungsvorgänge im Selachierei am ausführlichsten untersucht hat, beschränkt sich in seiner letzten Veröffentlichung darauf, festzustellen, daß bis zu einem Stadium kurz vor der Bildung der Keimhöhle Merocytenkerne, d. h. Kerne umgewandelter Spermatozoen, und Furchungskerne scharf auseinandergehalten werden können und daß bis dahin keinerlei Furchungskerne in das Merocytenlager übergetreten sind; dagegen läßt er es unentschieden, wie das später vorhandene Dottersyncytium aufzufassen ist. Da unzweifelhafte Furchungskerne noch auf späten Furchungstadien im Dotter enthalten sind, muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß sie an der Bildung von Dotterkernen beteiligt sind oder gar unter Schwund der Merocytenkerne sie allein liefern. Letzeres muß wohl beim derzeitigen Stand unseres Wissens als das Wahrscheinlichste bezeichnet werden, da bei den polyspermen Eiern der *Amphibien* und wahrscheinlich auch der *Reptilien* die Nebenspermakerne zu Grunde gehen. Zu gleichem Resultat führt folgende Ueberlegung. Zwischen den dotterhaltigen Blastomeren der Amphibien und dem Dottersyncytium der Wirbeltiere mit meroblastischen Eiern giebt es alle Uebergänge, was die Auffassung unanfechtbar macht, daß die Elemente des Dottersyncytiums Embryonalzellen sind, welche in Anpassung an den Dotter-

reichtum des Eies die Möglichkeit, sich am Aufbau des Embryonalkörpers zu beteiligen, eingebüßt und die Funktion der Dotterverarbeitung übernommen haben. Es sind also immerhin Embryonalzellen, welche in ihrer Funktion durch anderweitiges Material ersetzt worden wären, wenn die Nebenspermakerne zu Dotterkernen würden.

Im Laufe des verflossenen Jahres hat BASHFORD DEAN (1901) über eigentümliche Bilder berichtet, welche er an den Eiern von *Heterodontus* (*Cestracion*) *japonicus* beobachten konnte und als eine „Erinnerung an die holoblastische Furchung" deutet. Die 4—5 cm großen Eier zeigen auf ihrer Oberfläche ein auf größere Entfernungen hin sichtbares System von Linien, welche vollkommen der Zeichnung gleichen, welche ein 20 fach vergrößertes, in Abfurchung begriffenes *Lepidosteus*-Ei ergiebt. Von der Keimscheibe aus, welche bei frisch abgelegten Eiern eine deutliche Felderung erkennen läßt, erstrecken sich Furchen auf der Eioberfläche, welche bei jungen Stadien bis zum Aequator vordringen, bei älteren diesen überschreiten, von denen manche sogar den entgegengesetzten Pol erreichen. Anfänglich noch etwas unsicher in der Deutung seines Befundes, spricht sich B. DEAN in einem Nachtrag ganz bestimmt für die Auffassung der Linien als Furchen des in Abfurchung begriffenen Dotters aus, weil er beim Abpräparieren der Keimscheibe sich überzeugen konnte, daß die Grenzen der Blastomeren sich in die Furchen hinein fortsetzten. Ein entscheidender Beweis durch Untersuchung gehärteter Eier auf Querschnitten und Nachweis von Kernen im Dotter, die den einzelnen Furchungskeilen entsprechen würden, ist bisher leider nicht geführt worden.

VII. Reptilien und Vögel (Sauropsiden).

Die Eifurchung der *Reptilien* und *Vögel* teilt so viele Charakterzüge mit der Eifurchung der *Selachier*, daß man versucht sein könnte, beide gemeinsam abzuhandeln. Wenn ich es nicht thue, so geschieht es, um gewisse Unterschiede hervorzuheben, die durch das verschiedene Verhalten der Keimscheibe zum Nahrungsdotter veranlaßt werden. Beide Teile sind bei den *Selachiern* deutlich gegeneinander abgegrenzt, wenn auch nicht ganz so scharf wie bei *Teleostiern;* bei den *Sauropsiden* ist die Grenze verwischt. Schon beim Vogelei treten in der Keimscheibe gegen den Rand zu und in den tieferen Schichten gröbere Granulationen auf, durch welche ein allmählicher Uebergang zum weißen Dotter vermittelt wird. In noch höherem Maße gilt dies von den *Reptilien* und unter diesen wieder besonders von *Sauriern* und *Ophidiern*. Läßt sich doch sogar bei *Lacerta agilis*, wie SARASIN (1883) gezeigt hat, die konzentrische Schichtung der Dotterkugel in die Keimschicht hinein verfolgen. Auch OPPEL (1892) hält es für unmöglich, Keimscheibe und Dotter scharf gegeneinander abzugrenzen. Bei den *Reptilien* ist die auffallende relative Größe der Keimscheibe, auf welche besonders SOBOTTA (1897) in seiner zusammenfassenden Darstellung des Furchungsprozesses der Wirbeltiere aufmerksam gemacht hat, wohl ebenfalls auf ihren ansehnlichen Gehalt an Dottermaterial zurückzuführen. Während das Größenverhältnis der Durchmesser von Keimscheibe und Dotterkugel sich bei *Vögeln* ebenso wie bei *Selachiern* verhält — 1 : 10 beim Hühnerei [KÖLLIKER], wie beim Ei von *Torpedo* [RÜCKERT] —, beträgt der Durchmesser der Keimscheibe bei

Schildkröten und *Krokodilen* die Hälfte der Eilänge, bei Schlangen und Eidechsen manchmal noch mehr.

Das Eindringen von Dotterelementen in die Keimscheibe ist die Ursache, daß die Abfurchung mehr als bei anderen meroblastischen Eiern behindert ist. Lange Zeit sind die Furchen auf die centralen Teile der Keimscheibe beschränkt. Während bei Teleostiern die erste Furche gleich bei ihrer Entstehung bis zum Rande durchgeführt wird, bei Selachiern die Furchen schon auf dem Stadium von 4 oder 8 Blastomeren den Keimwall erreichen, ist bei Sauropsiden der Rand der Keimscheibe noch ungeteilt, wenn im Centrum schon sehr viele kleine Blastomeren durch allseitige Furchen gegeneinander abgegrenzt sind (Sobotta 1897).

Es ist außerordentlich wahrscheinlich, daß die Teilung des Furchungskernes wie bei *Selachiern* namentlich in den Anfangsstadien der Protoplasmateilung vorauseilt, wie wir dies von den vom Nahrungsdotter ganz durchsetzten Eiern der Insekten und ferner von Eiern, die durch Schädlichkeiten in ihrer Aktivität behindert sind, zur Genüge wissen. Leider fehlen hierüber alle genauen Untersuchungen, wie denn überhaupt die Furchung des Sauropsideneies, das Vogelei einbegriffen, so unvollkommen untersucht ist, daß eine die Erscheinungen in ihrem natürlichen Zusammenhange schildernde Darstellung unmöglich ist. Todaro beschreibt für das Ei von *Seps chalcides* 8 dem Centrum benachbarte Kerne schon zur Zeit der Vierteilung, außerdem viele periphere „periblastische Kerne“, welche nach seiner Ansicht ebenfalls vom Furchungskern abstammen sollen, nach allen neueren Erfahrungen aber auf Nebenspermakerne bezogen werden müssen. Oppel (1892) fand wiederholt bei Keimscheiben von *Anguis fragilis* und *Tropidonotus natrix*, welche noch keine Furche aufwiesen, schon 2 Furchungskerne, bei einer Keimscheibe von *Lacerta viridis* mit der ersten Furche 4 Furchungskerne. Diese aphoristischen Mitteilungen sind die einzigen auf Querschnitten basierenden Angaben, welche ich über die uns beschäftigende Frage in der Litteratur habe finden können. Gleichwohl wird es nur durch das Studium der Aufeinanderfolge der Kernteilungen möglich sein, Verständnis für den Rhythmus der Teilungen zu gewinnen. Denn die Art, wie die Furchen auf der Oberfläche auftreten, giebt uns nach dem, was ich für das Selachierei durchgeführt habe, einen ganz unzulänglichen Maßstab für den Verlauf der Teilungen, welche sich an den Kernen abspielen. Bei der hochgradigen Behinderung, welche der Bewegungsfähigkeit des Protoplasma durch die Art der Dotterverteilung bereitet wird, sind offenbar ganz geringfügige Momente ausreichend, um das rechtzeitige Zustandekommen von Furchen zu verhindern, welche dann erst später entstehen, zu einer Zeit, wo, durch weitere Teilungen veranlaßt, Verschiebungen der zugehörigen Kerne eingetreten sind, welche eine Entwickelung der Furche in ihrer ursprünglichen Richtung unmöglich machen.

Durch das gütige Entgegenkommen meines verstorbenen Kollegen v. Kupffer, dem ich leider hierfür meinen besten Dank an dieser Stelle nicht mehr abstatten kann, stehen mir zahlreiche Abbildungen von Furchungsstadien von *Lacerta agilis, L. viridis*, *Tropidonotus natrix*, *Testudo graeca* zur Verfügung, von denen ich nur einige wenige hier zur Abbildung bringe. Dieselben, wie die Figuren, welche in der Litteratur vorliegen von Coste (A. L. II, 1847—1859) und

KÖLLIKER (A. L. II, 1884) vom ***Huhn***, von AGASSIZ und CLARK (A. L. II, 8, 1857) von ***Glyptemys insculpta***, von SARASIN (1883) von ***Lacerta agilis***, von OPPEL (1892) von ***Anguis fragilis***, lassen zunächst eine verwirrende Mannigfaltigkeit von Bildern erkennen. Immerhin kommt in ihnen für die ersten Stadien ein gewisser an die Zustände der Ganoiden erinnernder Typus zum Ausdruck, welcher voraussichtlich bei einem Studium der Kernteilungen sich noch klarer verfolgen lassen würde.

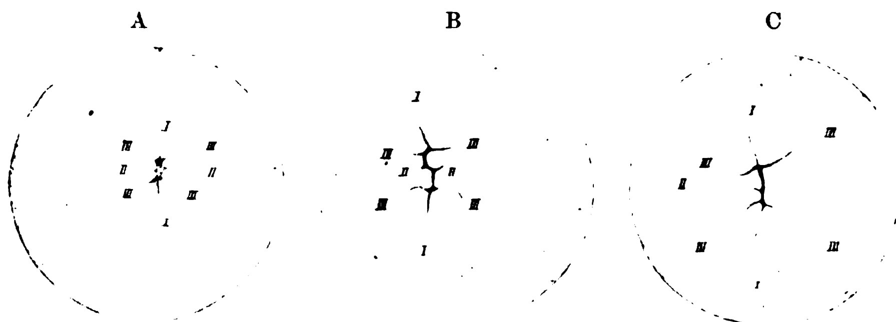


Fig. 242. Furchungsstadien von *Lacerta agilis* (nach unpublizierten Zeichnungen von KUPFFER). *I, II, III* erste, zweite, dritte Furchen.

Der Typus würde folgender sein: zunächst bilden sich die beiden Meridionalfurchen — zwei von KUPFFER's Zeichnungen lassen das von ihnen gebildete Kreuz in typischer Weise erkennen —; auf sie folgen 2 Vertikalfurchen, welche zu einer der Meridionalfurchen nahezu senkrecht, zur anderen nahezu parallel gestellt sind. Daß diese Vertikalfurchen jemals durch den Eipol verlaufen und somit meridional angeordnet sein sollten, wie TODARO (1893) angiebt, ist sehr unwahrscheinlich. TODARO's eigene Abbildungen lassen die gewöhnliche vertikale Anordnung erkennen, was auch SOBOTTA hervorhebt. Wahrscheinlich folgt als No. 4 eine Teilung, welche latitudinal ist und die centralen Enden der 8 radialen Keile abtrennt. Selten scheint es bei Sauropsiden vorzukommen, was bei den ***Teleostiern*** die Regel ist, daß die Latitudinalfurche in 2 zu den vorhandenen Vertikalfurchen senkrechte, abermals vertikal verlaufende Furchen umgeformt wird. Daß es aber vorkommt, geht daraus hervor, daß manchmal die



Fig. 243. Furchungsstadien von *Glyptemys inculpta* (nach AGASSIZ u. CLARK).

charakteristischen 4 kreuzförmig gestellten, ringsum abgegrenzten centralen Blastomeren beobachtet werden, welche dieser Furchungsweise ihre Entstehung verdanken (vgl. Fig. 230, 240 D).

In der Natur ist das geschilderte Furchungsschema nur selten in typischer Weise realisiert; viel häufiger sind Abweichungen, welche meist sich bis in die Zeit der zwei ersten Meridionalfurchen zurück verfolgen lassen, indem eine derselben — bei dem jetzigen Stand unseres Wissens läßt sich nicht entscheiden, welche von beiden, oder ob es vielmehr nicht bald die eine, bald die andere ist — rudimentär ist oder nur einseitig oder überhaupt nicht ausgebildet wird. Beispiele für einige dieser Möglichkeiten geben die Figuren 242, 243. Wird trotz vorangegangener Kernteilung eine der beiden Meridionalfurchen ganz oder teilweise unterdrückt, so werden die nunmehr auftretenden nächsten Vertikalfurchen eine andere Verteilung des Protoplasma vorfinden, als es der Fall sein sollte, und daher eine abnorme Anordnung gewinnen. Eine besonders häufige Abweichung sei hier hervorgehoben; sie tritt auch, wie ich nachträglich noch erwähnen möchte, bei *Elasmobranchiern* auf (Rückert 1899); sie beruht darauf, daß auf dem 3. Furchungsstadium eine meridionale und eine vertikale Furche konvergieren und, zusammentreffend, schon um diese Zeit eine oberflächlich allseitig abgegrenzte Blastomere erzeugen. Der Vorgang kann sich links und rechts von der ersten Meridianfurche vollziehen. Die Folge ist, daß auf dem Stadium der Achtteilung nur 7 oder auch nur 6 Randsegmente vorhanden sind, weil das achte oder auch das achte und siebente Segment zu abgegrenzten Blastomeren geworden sind. In seinen Anfängen ist dieser Prozeß in Figur 242 B zu erkennen. Teilen sich die 2 Blastomeren rascher als die Segmente, was bei ihrer geringeren Größe a priori wahrscheinlich ist, so entstehen abermals 4 centrale Blastomeren, aber auf einem anderen Weg, als es bei *Teleostiern* die Regel ist; sie sind umgeben, wie es Sarasin von der Eidechse abbildet, von 6 Randsegmenten.

Wenn man nun erwägt, daß auch einzelne Vertikalfurchen in ihrer Entwickelung unterdrückt sein können, so wird man verstehen, daß besonders die radialen Blastomeren ungleich groß ausfallen, unregelmäßige Formen annehmen und daher, wenn sie weiter abgefurcht werden, in einer gar nicht mehr genauer analysierbaren Form geteilt werden. Es hat daher keinen Zweck, über die Anordnung der Furchen sich weiter zu verbreiten, zumal da sie höchst wahrscheinlich gar nicht der Anordnung der wichtigeren im Innern sich vollziehenden Teilungsvorgänge der Kerne entspricht. Man kann daher nur sagen, daß, je mehr der Furchungsprozeß fortschreitet, die radialen Furchen sich auf die peripheren Partieen der Keimscheibe ausbreiten, und das Centrum in immer kleinere Elemente abgeteilt wird.

Vergleicht man die Art, wie dieses Fortschreiten des Furchungsprozesses bei *Selachiern* und *Teleostiern* einerseits, *Sauropsiden* andererseits erzielt wird, so ergiebt sich ein bemerkenswerter Unterschied, auf den Sobotta nachdrücklich aufmerksam gemacht hat: eine Scheibe kleinzelliger Blastomeren wird bei den Sauropsiden von einem Kranz gewaltiger keilförmiger Stücke eingefaßt, den Randsegmenten, die in den ungefurchten Abschnitt der Keimscheibe übergehen, während der Größenunterschied der Randsegmente und der abgefurchten Bla-

stomeren bei *Selachiern* und *Teleostiern* wenig ausgesprochen ist. Auch hier erinnert das *Sauropsiden*-Ei an die Eier der durch Dotterreichtum besonders ausgezeichneten *Ganoiden* (*Amia*, *Lepidosteus*) zum Zeichen, daß die Sonderung der Keimscheibe vom Dotter noch nicht so weit gediehen ist wie bei den beiden genannten Ordnungen der Fische.

An der Keimscheibe des Vogeleies kann man während der beschriebenen Stadien noch das vom reifen ungefurchten Ei übernommene Aussehen erkennen, im Centrum den lichten Pander'schen Kern, nach der Peripherie einen an den Nahrungsdotter grenzenden dunklen Hof. Ursache des Pander'schen Kernes ist der von der Latebra aufsteigende unter der Keimscheibe sich trichterförmig verbreiternde Strang weißen Dotters.

Die Hypothese, daß die Kernteilung der Zellteilung vorauseilt und diese daher einen arhythmischen Charakter annimmt, könnte vielleicht die von Vay bestätigten Angaben Sarasin's (1883) erklären, daß die Saurierfurchung ein Knospungsprozeß ist, bei dem in ganz unregelmäßiger Weise am Grunde der tieferen Furchen größere und kleinere Blastomeren abgeschnürt werden. Indessen ist Vorsicht in der Verwendung von auffälligen Angaben, besonders wenn sie aus früherer Zeit stammen, geboten. Man kann nie sicher sein, ob sie nicht auf pathologisch entwickeltem oder durch ungenügende Konservierung geschädigtem Material beruhen. Letztere Annahme ist mir im vorliegenden Fall die wahrscheinlichere. Denn es ist kaum denkbar, daß in einigen Fällen ganze Nester von kleinen Furchungskugeln am Grunde der größeren Furchen sich bilden sollten, wie Sarasin es schildert, und daß derartige Knospen vorwiegend peripher, manchmal sogar ohne Zusammenhang mit den übrigen Furchen entstehen sollten. Was diese peripheren scheinbaren Furchungskugeln anlangt, so muß noch mit einer weiteren Möglichkeit gerechnet werden, daß die in der Peripherie der Keimscheibe vorhandenen Nebenspermakerne bei ihren Teilungen kleine, an Blastomeren erinnernde Höcker, wenn auch nur vorübergehend, hervorrufen können. Die Möglichkeit verdient um so mehr Beachtung, als Harper (1902) für die Eier der Taube nachgewiesen hat, daß die Nebenspermakerne in der Peripherie der Keimscheibe eine „accessorische Furchung" veranlassen.

Ich habe noch einen besonderen Grund, dieser Vermutung hier Raum zu geben. Aehnliche Dinge, wie sie Sarasin beschreibt, finde ich auf den zahlreichen Bildern von Furchungsstadien der *Lacerta agilis*, welche mir Kupffer zur Benutzung übergeben hatte, dargestellt. Es sind kleine Höcker, die einzeln oder zu zwei sich aus dem Niveau der Keimscheibe erheben, und zwar aus radialen Furchen, die zumeist einen kurzen Verlauf haben. Die Furchen stehen manchmal mit dem centralen Furchensystem in Zusammenhang; häufiger jedoch sind sie von ihm unabhängig; sie liegen vielfach in der Peripherie zu einer Zeit, in welcher der Furchungsprozeß noch auf das Centrum der Keimscheibe beschränkt ist. Ich finde die merkwürdigen Bilder auf eine ganz bestimmte Zeit des Furchungsprozesses beschränkt; sie fehlen bis zur Zeit der dritten Furchen und sind nicht mehr vorhanden, wenn eine größere Zahl centraler Blastomeren durch cirkuläre Furchen abgeschnürt sind. Das ist nun die Periode, in welcher wahrscheinlich das Auswandern der Spermakerne aus der Keimscheibe in den umgebenden Dotter vor sich geht. Denn für eine Keimscheibe der Blindschleiche aus dem IV. Teilungsstadium hat Oppel (1892) festgestellt, daß die Spermakerne in großer Zahl noch in

ihr enthalten sind. Offenbar erfolgt die Verdrängung der überzähligen Spermakerne im Reptilienei vermöge seines größeren Dottergehaltes später als im Selachierei. Wie ich nachträglich sehe, erwägt auch OPPEL die Möglichkeit, die merkwürdigen Befunde von SARASIN über Knospungsvorgänge der *Saurier*-Keimscheibe auf Nebenspermatozoen zurückzuführen. Er denkt an veränderte Befruchtungstrichter (vergl. p. 559), was aber wenig wahrscheinlich ist, da auf so vorgerückten Stadien diese Strukturen wohl schwerlich noch vorhanden sind.

Als eine Frage von allgemeinerem Interesse ist vielfach erörtert worden, ob nicht schon auf den frühesten Stadien der Furchung eine bestimmte Orientierung des Keimes nachweisbar ist. Für das Vogelei hat sich herausgestellt, daß in ca. 75 Proz. der Fälle die Embryonalanlage folgende ganz bestimmte Lagebeziehung zum Gesamtei erkennen läßt. Legt man das Ei mit seinem stumpfen Pol nach links und dem spitzen nach rechts, so wendet der zur Längsachse des Eies senkrecht gestellte Embryo sein hinteres Ende dem Beschauer zu. In circa 25 Proz. wich die Achse des Embryo ein wenig von dieser Richtung ab, sei es nach links oder nach rechts. Ganz außerordentlich selten kommt es vor, daß der Embryo in die Längsachse des Eies eingestellt ist oder daß er, von der Normallage um 180° abweichend, dem Beobachter sein vorderes Ende zuwendet,

Leider läßt diese Art der Orientierung den Untersucher im Stich, wenn es sich um Furchungsstadien handelt; denn es fehlt um diese Zeit je nach dem zur Untersuchung kommenden Stadium das Eiweiß gänzlich oder zum Teil, vor allem ist die Schale noch nicht vorhanden und damit auch eine feste Gestalt der Eiumhüllungen. DUVAL (1884) glaubte diese Schwierigkeit beseitigt zu haben, indem er zu seiner Untersuchung abgelegte Eier verwandte, von denen er annahm, daß sie nicht befruchtet seien, weil die Hennen lange Zeit vom Hahn getrennt gehalten waren. Er nahm an, daß die Furchung dann trotz mangelnder Befruchtung eintrete und nur langsamer verliefe, wie OELLACHER (1870) es angegeben hatte; in der That erhielt er auf diese Weise abgelegte Eier mit früheren Furchungsstadien, als es sonst der Fall gewesen sein würde. Die Untersuchung stößt auf schwerwiegende Einwände. Alle neueren Untersucher sind zum Resultat gekommen, daß den Vogeleiern auch der geringste Grad parthenogenetischer Entwickelungsfähigkeit mangelt. Hennen, welche niemals begattet wurden, (virginale Hennen, BARFURTH), legen Eier ohne irgend welche Anzeigen von Furchung. So ist es wahrscheinlich, daß die von DUVAL untersuchten, sowie alle in der Litteratur erwähnten „parthenogenetischen Eier“ befruchtet waren, aber nicht in normaler Weise, und infolge der Abnormität in der Befruchtungsweise sich nur bis zu einem bestimmten Stadium entwickelten. Das Abnorme der Befruchtung sucht man gewöhnlich darin, daß in den Geschlechtswegen der Henne alternde Spermatozoen mit geschwächter befruchtender Kraft enthalten waren. Es ist aber auch die andere Möglichkeit gegeben, daß bei der geringen Zahl von Spermatozoen die Eier lange Zeit warten mußten, ehe sie befruchtet wurden, und daher gelitten hatten. Wir kennen nämlich bisher mit Sicherheit nur abnorme Befruchtungen infolge von Schädigung der Eier. Waren die Spermatozoen geschädigt, so befruchteten sie entweder überhaupt nicht mehr; oder wenn sie noch befruchteten, so verursachten sie stets eine normale Entwickelung. Wie man nun

auch die Erklärung fassen mag, jedenfalls hatte Duval kein normales Material vor sich; es ist aber sehr bedenklich, von abnormem Material Rückschlüsse auf normale Vorgänge zu machen.

Vielleicht sind die Eier anderer Vögel für die Entscheidung der aufgeworfenen Frage günstiger als die Hühnereier. Die Eier der Vögel werden nämlich nicht immer auf einem so weit vorgerückten Entwickelungsstadium abgesetzt wie das Hühnerei; das Ei des Canarienvogels z. B. erheblich früher (Rauber 1876). So könnte ein Objekt gefunden werden, bei dem die Schale und demgemäß auch die Gestalt des Eies auf einem frühen Furchungsstadium genügend entwickelt wäre, um eine Orientierung zu ermöglichen. Für *Saurier* wird eine Orientierung, wie sie für Vögel bisher vergeblich versucht wurde, durch anderweitige Verhältnisse erschwert; wie Kupffer und Beneke (1878) mitteilen, hat hier die Keimscheibe eine sehr wechselnde Lage auf dem ellipsoid gestalteten Dotter; bald trifft man sie auf einem Pol, bald in der Nähe desselben, bald entsprechend dem Endpunkt der kurzen Achse. Aehnliche Angaben macht Vay (1893) für *Tropidonotus natrix*.

Wenn es nun auch nicht geglückt ist, für frühe Furchungsstadien eine sichere Orientierung zu gewinnen, so sind doch folgende Punkte sichergestellt: 1) Sehr häufig erfolgt die Furchung excentrisch zur Keimscheibe. Unter 22 Abbildungen Kupffer's von frühen Furchungsstadien von *Reptilien* (meist Eidechsen) zeigen fast $^2/_3$ eine deutliche excentrische Lage der Anfangsfurchen. Vielleicht ist sogar die excentrische Lage des Schnittpunktes der beiden Meridionalfurchen stets vorhanden, wenn auch nicht immer so deutlich, daß sie sofort zu erkennen wäre. 2) In vielen Fällen haben die Beobachter sich überzeugt, daß die eine Hälfte der Keimscheibe kleinzelliger ist als die andere. Daher ist es sehr wahrscheinlich, was Duval auch beobachtet haben will, daß bei *Sauropsiden* das hintere Ende der Keimscheibe frühzeitig nach der excentrischen Lage des Schnittpunktes der Furchungsmeridiane und später nach der kleinzelligeren Beschaffenheit des Furchungsmaterials bestimmt werden kann. Auch bei den Nattern ist nach Vay die sich zum hinteren Ende entwickelnde Partie der Keimscheibe frühzeitig durch kleinzellige Beschaffenheit gekennzeichnet.

Wie alles dies an die *Selachier* erinnert, so auch die Lage der Keimhöhle: es entstehen im Keim 2 Hohlräume, welche wir zunächst wieder als Furchungshöhle und Keimhöhle auseinander halten und deren Entwickelung wir im Zusammenhang mit der Ablösung der Blastomeren vom Dotter besprechen wollen.

Beim Beginn der Furchung hängen alle Furchungskugeln noch mit den tieferen, nicht abgefurchten Partien der Keimscheibe zusammen. Wann bei Sauropsiden die ersten tangentialen Teilungen auftreten, welche vollkommen freie Blastomeren und mit dem Dotter verbunden bleibende Stücke voneinander trennen, ist bei der geringen Zahl von Keimscheiben, welche auf frühen Stadien mittelst der Querschnittsmethode untersucht worden sind, nicht mit Sicherheit zu sagen. Todaro läßt bei *Seps chalcides* schon bei der Teilung der 8 Blastomeren in 16 Stücke die Sonderung vor sich gehen. Wahrscheinlich giebt diese Angabe den Zeitpunkt zu früh an. Mindestens bei *Vögeln* erfolgt die Trennung später, da weder Duval noch

Kölliker (A. L. II, 1884) sie bei Hühnerkeimscheiben mit ca. 20 oberflächlich abgeteilten Blastomeren vorfanden.

Nach den übereinstimmenden Darstellungen Duval's und Kionka's (1894) für *Hühner* und Todaro's für *Saurier*, welche wiederum mit den bei *Selachiern* gewonnenen Resultaten gut harmonieren, kann man es als sicher annehmen, daß zugleich mit der Ausbildung der Tangentialteilung auch ein Spaltraum zwischen den beiden Zellschichten deutlich wird, die Furchungshöhle. Im weiteren Verlauf werden durch fortgesetzte Tangentialteilungen von den mit dem Dotter verbundenen Blastomeren weitere Zellen abgeschnürt, welche nach Duval unterhalb der Furchungshöhle verbleiben sollen, während Kionka in derselben Weise wie Rückert bei Selachiern eine allmähliche Verschiebung der Furchungshöhle nach abwärts annimmt, indem die neugebildeten Zellen sich immer wieder der ersten oberflächlichen Schicht dicht anfügen. Nachdem die Keimscheibe durch fortgesetzte Teilung und Abfurchung eine bikonvexe Linse geworden ist, läßt Duval zwischen dieser Zellenlinse und dem ungefurchten Dotter einen neuen Spaltraum entstehen, die Keimhöhle (von ihm „cavité subgerminale" genannt), in welcher er die erste Anlage der Darmhöhle erblickt. Auch Kionka, der eine Verschiebung der Segmentationshöhle annimmt, so daß dieselbe stets zwischen Blastoderm und Dotter liegen muß, läßt die Keimhöhle als eine Neubildung entstehen, nachdem die kurz zuvor an gleichem Ort gelegene Furchungshöhle geschwunden sei. In der Deutung der Keimhöhle stimmen Duval und Kionka überein, indem sie dieselbe für die Anlage der Darmhöhle erklären.

Wie Duval und Kionka für das Hühnchen die Unterscheidung von Furchungs- und Keimhöhle (Subgerminalhöhle) durchführen, so Mehnert (1891) für die Schildkröten; er läßt die Keimhöhle durch Verflüssigung des Dotters entstehen und von der Furchungshöhle durch eine Zellenlage stets getrennt sein. Sobotta dagegen schildert die Verhältnisse so, wie es oben für Selachier geschehen ist, und läßt die Keimhöhle aus der Furchungshöhle unmittelbar hervorgehen. Auch Vay stellt den Unterschied zwischen Furchungshöhle und Subgerminalhöhle in Abrede.

Nach Duval's Angaben, welche auch in den Abbildungen Kölliker's Bestätigung finden, scheint die Keimhöhle zuerst excentrisch und zwar im Bereich des kleinzelligen Teiles aufzutreten, was abermals die Auffassung stützt, daß der kleinzellige Teil dem hinteren Embryonalende entspricht.

Allmählich dehnt sich die Keimhöhle unter der Keimscheibe aus; zugleich vergrößert sich die Keimscheibe, indem sie über den Dotter herüber wächst. Dabei wird ihr Zellmaterial über einen größeren Raum ausgebreitet und zu einer dünnen Haut umgewandelt, an welcher man eine oberflächliche Schicht nach Art eines kubischen Epithels angeordneter Zellen und eine Lage locker angeordneter rundlicher Zellen unterscheiden kann. Nur am Rande ist die Keimscheibe zum Keimwall — „bourrelet blastodermique" — verdickt, und zwar durch lokale Anhäufung der unteren locker gefügten Zellen.

Wir kommen schließlich noch zur Besprechung des Dottersyncytiums, welches, wie bei allen Wirbeltieren mit meroblastischen Eiern, so auch bei den Sauropsiden vorhanden ist.

Obwohl keine den Prozeß genauer verfolgenden Beobachtungen vorliegen, so kann doch kaum ein Zweifel sein, daß man von Dotterkernen erst reden kann, wenn die letzten freien Blastomeren durch karyokinetische Teilung von den mit dem Dotter verbunden bleibenden Stücken abgeschnürt werden. Dies ist auch die Ansicht der Forscher, welche auf die betreffende Frage eingehen (Rauber 1876, Strahl 1887, Todaro, Sobotta 1897 u. a.). Der Prozeß vollzieht sich an allen Stellen, an denen die Keimscheibe dem Dotter aufruht, so daß sowohl ein centrales als auch ein peripheres Syncytium gebildet wird. Immerhin ergeben sich Unterschiede im einzelnen; in den Randpartien unter dem Keimwall, im Bereich des Dotterwalls scheinen reichlichere Dotterkerne aufzutreten als an anderen Stellen der Keimscheibe; innerhalb des Dotterwalls wiederum scheint die Bildung von Dotterkernen in der vorderen Region reichlicher zu sein als in der hinteren. Vorn ist daher der Zusammenhang von Keimscheibe und Dotterwall ein innigerer als am entgegengesetzten Ende, wodurch abermals eine Möglichkeit zur Orientierung in der Keimscheibe gegeben sein würde.

Die lockere Verbindung der Keimscheibe mit dem unter ihr liegenden Dotter an einem Ende des Keimes ist Ursache, daß sich erstere hier leicht von letzterem abhebt. Duval hält diese Ablösung für eine normale Erscheinung; er giebt an, daß die äußere Schicht (Ektoblast) durch Umschlag hier in die innere Schicht (Entoblast) übergeht, und betrachtet diesen Vorgang als Gastrulation, die hierdurch eröffnete Keimhöhle als Gastrulahöhle. Duval steht in dieser Auffassung allein, da alle übrigen Autoren in der lokalen Ablösung der Keimscheibe ein Kunstprodukt erblicken.

Die Abfurchung der Keimscheibe zieht sich bei Sauropsiden länger hinaus als bei irgend einem anderen Wirbeltier mit meroblastischen Eiern, weshalb es auch spät zu einer Abgrenzung der Keimscheibe zumal gegen den in der Peripherie angrenzenden Dotter kommt. Bei der Abfurchung auf der unteren Seite des Keimes werden immer neue Teile der ungefurchten Keimscheibe in den Prozeß hineinbezogen. Schließlich findet man bei Vögeln abgelöste Blastomeren sogar an Stellen, wo früher der weiße Dotter war. Ob man dies Verhältnis ausdrückt, indem man von einer Abfurchung des weißen Dotters (Goette) oder indem man von einer Umwandlung des weißen Dotters in Keimscheibenmaterial (Kölliker) spricht, kommt im Endresultat auf dasselbe hinaus. In den Endstadien dieser Abfurchung entstehen vielfach große, dotterreiche Gebilde, „Megasphären“ (Rückert), „Clasmocyten“ (Mehnert), über die gestritten wird, ob sie schließlich noch zu gewöhnlichen Blastodermzellen umgewandelt werden (Duval, Kölliker), ob sie eine besondere Rolle spielen (Blutbildung nach Goette) oder nach einiger Zeit zu Grunde gehen.

Ich habe die Dotterkerne, der herrschenden und wohl auch berechtigten Auffassung folgend, ausschließlich als Furchungskerne gedeutet, welche bei der Loslösung der Blastomeren im Dotter zurückgeblieben sind. Sie würden daher mit den Dotterkernen der *Teleostier* identisch sein, dagegen nicht mit den Dotterkernen der *Elasmobranchier*, sofern wir für diese die Darstellung Rückert's annehmen. Vollkommen klargestellt sind jedoch die Verhältnisse nicht; es bedarf der Nachprüfung, ob nicht auch überzählige Spermakerne, wenn auch nur vorübergehend, in den Dotterkernen mit inbegriffen sind. Oppel

vertritt zwar die Ansicht, daß die Spermakerne während der Furchung zu Grunde gehen. Er hat aber, wie mir scheint, das Verschwinden der Kerne in der Keimscheibe auf Auflösung derselben bezogen, ohne genügend die Möglichkeit in Anrechnung zu bringen, daß die Erscheinung durch den Uebertritt der Kerne in den Dotter bedingt sein könne. Die Angaben HARPER's für das Taubenei weichen von OPPEL's Angaben für Reptilien ab. Nach HARPER geraten die Nebenspermakerne in den Dotter und teilen sich später als Dotterkerne auf amitotischem Wege.

Säugetiere.

1) Monotremen. Rücksichtlich der Furchungsstadien der Monotremen sind wir auf die äußerst dürftigen Angaben CALDWELL's (A. L. III, 10, 1887), vor allem aber auf die Darstellung SEMON's (A. L. III, 10, 1894) angewiesen, welch letzterer ein sehr beschränktes Material behandelt, was bei der Schwierigkeit der Materialbeschaffung begreiflich ist, dasselbe aber in vortrefflicher Weise ausgenutzt hat.

Im Uterus wächst das Ei der Monotremen durch Resorption von Nahrung erheblich heran. Während CALDWELL die Größe des Ovarialeies auf 2,5—3,0 mm bestimmte, fand er frisch abgelegte Eier 15 mm, seltener nur 13 mm lang und 12 mm breit. SEMON giebt etwas größere Maße, 3,5—4 mm für das reife, resp. in der ersten Entwickelung begriffene Ei, eine Länge von 15—16 1/2 mm für das abgelegte. Der Größenzunahme entspricht eine Gewichtszunahme von 0,02 g auf 0,12. Alle Maßangaben beziehen sich auf das Ei oder den Embryo nach Abzug der Schale.

Die Furchung ist eine diskoidale. Die ersten 2 Furchen stehen senkrecht aufeinander und teilen die Keimscheibe in 4 gleich große Stücke (SEMON), während CALDWELL angiebt, daß schon die ersten 2 Blastomeren ungleich seien, daß demgemäß bei der folgenden Teilung ein Paar größere und ein Paar kleinere Furchungskugeln entstehen. Auf dem Stadium von 24 Blastomeren sind diese noch sämtlich in einer Schicht angeordnet. Später wird die Keimscheibe mehrschichtig und nimmt die Form einer bikonvexen Linse an, deren stärkste Wölbung in den Dotter eingegraben ist. Daß man auf diesem Stadium nicht, wie CALDWELL will, von Ektoblast und Entoblast sprechen kann, weist SEMON durch die Untersuchung späterer Stadien nach, auf denen das Zellmaterial sich wieder zu einer einzigen Lage epithelartig angeordneter Zellen umgruppiert hat. Diese dünne Zellenlage schiebt sich über den der Keimscheibe unterlagernden weißen Dotter hin, von ihm durch keine subgerminale Höhle getrennt, höchstens hie und da durch Flüssigkeitsräume, welche offenbar durch Erweichung des Dotters entstanden sind.

Sehr auffallend ist die scharfe Scheidung von Blastoderm und Dotter. Auch auf vorgerückteren Entwickelungsstadien fand SEMON keine Dotterkerne, wie sie sonst bei diskoidal gefurchten Eiern beobachtet wurden.

2) Marsupialier. Die ersten Entwickelungsstadien der Beuteltiere wurden bisher nur von E. SELENKA (A. L. III, 10, 1886) im Zusammenhang untersucht. Als Untersuchungsmaterial wurde das Opossum, *Didelphys virginiana*, verwandt.

Die Eifurchung beginnt auffallend spät nach der Begattung, nämlich nach 5 Tagen. Die Eier sind in dieser Zeit schon durch die Eileiter gewandert und in das von seröser Flüssigkeit stark gedehnte Uterushorn eingetreten; sie sind von einer undeutlichen Zona radiata umhüllt. Nach außen von derselben liegt ein gewaltiger Eiweißmantel, welcher unregelmäßig konzentrisch geschichtet ist; nach außen von diesem wiederum folgt ein einschichtiges Epithel von Granulosazellen, welche im oberen Abschnitt des Eileiters in der Zeit der Befruchtung noch deutliche Protoplasmakörper mit Kernen sind, später aber zu einer zusammenhängenden, von Kernen durchsetzten Membran, der Granulosamembran, umgewandelt werden. Es ist dies offenbar dieselbe Membran, welche von Caldwell als kernlos beschrieben und als Aequivalent der Eischale der *Monotremen* gedeutet wird. Ein Perivitellinraum ist anfangs schwach entwickelt, dehnt sich aber während der Furchungsstadien enorm aus, um später, wenn die Embryonalanlage sich vergrößert, aufs neue eingeengt zu werden.

Das Stadium von 4 Furchungskugeln erinnert außerordentlich an das korrespondierende Stadium von Amphibien und ist offenbar durch das Durchschneiden von 2 Meridionalfurchen entstanden. Die 4 Blastomeren sind untereinander von gleicher Größe, jede einzelne ist nach dem einen Ende, dem animalen, etwas verjüngt und enthält hier den Kern, während die vegetative Seite dotterhaltig ist. Der Dotterreichtum der Zellen in dem nach dem vegetativen Pol zugewandten Teil der Zellen veranlaßt auf späteren Stadien eine, wenn auch nicht sehr ausgeprägte, Ungleichheit der Furchungskugeln. Dieselbe fehlt noch auf dem Stadium von 8 Furchungskugeln mit der einzigen Ausnahme, daß eine Blastomere etwas kleiner ist als die übrigen, kommt aber auf dem Stadium von 42 Furchungskugeln in der Weise zum Ausdruck, daß die Zellen vom animalen zum vegetativen Pol allmählich an Größe zunehmen. Eine Furchungshöhle ist um diese Zeit vorhanden, sie kommuniziert nach außen noch durch einen am vegetativen Pol gelegenen Blastoporus. In der Furchungshöhle liegen außer einem zarten Gerinnsel kleine kernlose Dotterballen und eine einzige aus dem Blastoderm herausgetretene Zelle, deren Austritt aus dem Niveau der übrigen Zellen vielleicht die Bildung des Blastoporus veranlaßt hat. Auf dem Stadium von 68 Blastodermzellen ist der Blastoporus geschwunden, und es beginnt nunmehr das Gastrulastadium sich vorzubereiten.

Von den Angaben Selenka's weicht in ganz auffälliger Weise das Wenige ab, was Caldwell über die Eifurchung von *Phascolarctos cinereus* sagt. Trotz seiner Kleinheit (0,3 mm) soll das Ei eine diskoidale Furchung besitzen; auch sollen die 2 ersten Meridionalfurchen die Keimscheibe derart abteilen, daß nicht 4 gleiche, sondern 2 größere und 2 kleinere Blastomeren gebildet werden. *Phascolarctos* soll auf diesen Entwickelungsstadien sich ganz wie die *Monotremen* verhalten. Auch die Schilderung, welche Selenka in einer vorläufigen Mitteilung (1883) gegeben hat, stimmt nicht ganz mit seiner späteren ausführlicheren Darstellung überein. In jener heißt es: „Die Eier halten die Mitte zwischen den meroblastischen und holoblastischen. Während der Furchung sammelt sich nämlich am aplastischen Eipole ein Nahrungsdotter an, welcher anfangs ganz außerhalb des Ektoderms liegen bleibt, 3 Tage später jedoch durch benachbarte Ektoderm- und Mesodermzellen umwuchert wird."

3) Placentalier. Wie bei den beiden anderen Säugetierordnungen, so ist auch bei den *Placentaliern* die Schwierigkeit der Materialbeschaffung und die Unmöglichkeit, die Vorgänge am lebenden Organismus zu verfolgen und ein Stadium aus dem anderen hervorgehen zu sehen, Ursache geworden, daß wir nur unvollkommen über den Verlauf des Furchungsprozesses unterrichtet sind. So fehlt es noch immer an einer gut begründeten einheitlichen Auffassung der einschlägigen Vorgänge.

Eine einheitliche Auffassung hat zuerst E. VAN BENEDEN (1875, 1880) versucht, dem wir die erste zusammenhängende Darstellung des Furchungsprozesses verdanken, nachdem zuvor nur isolierte Beobachtungen von BARRY (A. L. III 10, 1838) BISCHOFF (A. L. III 10) beim *Kaninchen* (1842), beim *Hund* (1845), *Meerschweinchen* (1852), *Reh* (1854), von REICHERT beim *Meerschweinchen* (A. L. III 10 1862) gesammelt worden waren. Nach VAN BENEDEN soll sich das Ei des Kaninchens in 2 Blastomeren von meist ungleicher Größe teilen, von denen die kleinere in ihrer späteren Entwickelung den Entoblast, die größere den Ektoblast liefern soll. Die Ektoblastzelle unterscheidet sich von der Entoblastzelle durch geringere Durchsichtigkeit und stärkere Färbbarkeit in Osmiumsäure und Karmin; sie geht, wie in einer späteren mit JULIN (1880) gemeinschaftlich veröffentlichten Arbeit über die Entwickelung der *Fledermäuse* hervorgehoben wurde, in ihrer Teilung voraus, so daß vorübergehend ein Stadium von 3 Blastomeren erreicht wird. Auf dem Stadium der 4 Blastomeren steht eine Linie, welche die Centren der „ektodermalen" Tochterzellen verbindet, senkrecht zu einer in gleicher Weise durch die „Entoblastzellen" gezogenen Linie. Mit der folgenden Furchung tritt eine Verschiebung der Zellen ein derart, daß eine Entoblastzelle in das Centrum tritt und auf einer Seite von 4 Ektoblastzellen, auf der anderen von den 3 übrigen Entoblastzellen umgeben wird. Indem nun auf den folgenden Furchungsstadien die Ektodermzellen immer etwas den Entodermzellen vorauseilen, werden letztere von ersteren immer mehr umwachsen, bis schließlich das Stadium der „Metagastrula" erreicht wird, welchem VAN BENEDEN eine große Bedeutung beimißt. Es besteht aus einem soliden Haufen entoblastischer Zellen, welcher von einer epithelartig angeordneten Lage ektoblastischer Zellen umhüllt wird. Die äußeren Zellen sind kleiner und lichter, die inneren größer und trüber. An einer Stelle ist die Ektoblastschicht ein wenig unterbrochen, so daß hier die Entoblastschicht die Oberfläche erreicht. Dieser Punkt soll den Gastrulamund repräsentieren und der Stelle entsprechen, nach welcher hin die Ektoblastumwachsung vor sich gegangen ist.

Die Auffassung VAN BENEDEN's, daß bei der Eifurchung der Säugetiere frühzeitig eine Sonderung in Entoblast und Ektoblast eintrete und auf dem Stadium der Metagastrula klar zum Ausdruck komme, hat vorübergehend lebhafte Zustimmung gefunden, ist aber aus Gründen, welche zum größten Teil erst in dem die Gastrulation behandelnden Kapitel entwickelt werden können, von den meisten Forschern wieder preisgegeben worden. E. VAN BENEDEN (1899) selbst hält nicht mehr an ihr fest. Dagegen hat sie DUVAL (A. L. III, 10, 1895) neuerdings wieder aufgenommen und durch Untersuchungen an Fledermäusen versucht den Beweis zu erbringen, daß schon auf dem ersten von ihm untersuchten Stadium, dem Stadium der Vierteilung,

zwei sich dunkler färbende Entoblastzellen und zwei lichtere Ektoblastzellen unterschieden werden können. Nur darin weicht er von VAN BENEDEN ab, daß er die Entoblastzellen die größeren sein läßt. Mit fortschreitender Teilung, bei welcher die Ektoblastzellen immer den Entoblastzellen voraus sind, tritt die Umwachsung der ersteren durch die letzteren ein. Den Punkt, an welchem schließlich

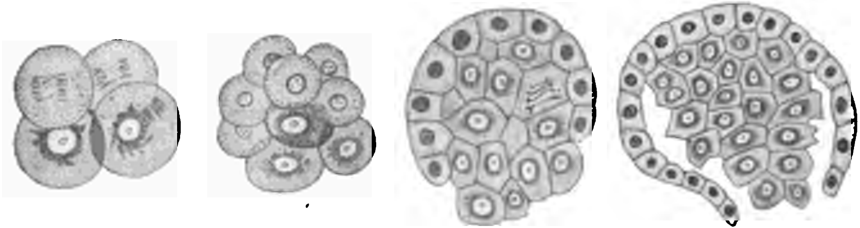


Fig. 243. Furchung des Fledermauseies bis zur Bildung der Metagastrula nach DUVAL.

der Verschluß des umwachsenden Entoderms vor sich geht, findet DUVAL am entgegengesetzten Pol wie VAN BENEDEN. Letzterer suchte die Verschlußstelle an dem Pol, an welchem bei der Umbildung des Keimes zur Vesicula blastodermica der zur Bildung der Keimscheibe dienende Zellenhaufen liegt, DUVAL sucht dagegen den betreffenden Punkt an dem von der Keimscheibe abgewandten Pol.

Wenn auch VAN BENEDEN seine Deutung der Säugetierfurchung als einer frühzeitigen Gastrulation preisgegeben hat, so hat er doch die Giltigkeit seiner Befunde für das Kaninchen bis in die Neuzeit beibehalten unter besonderer Hervorhebung folgender Punkte:

1) daß die Furchung von Anfang an inäqual ist;

2) daß sich während der Furchung eine Epibolie vollzieht, indem eine Kalotte lichterer Blastomeren bestrebt ist, eine Gruppe dunklerer Blastomeren zu umwachsen;

3) daß bis zum Ende der Furchung, manchmal sogar bis in die Zeit, in welcher sich der Keim zur Vesicula blastodermica aushöhlt, eine Oeffnung in der äußeren Hülle besteht, welche schließlich vollkommen geschlossen wird. Dies ist die Oeffnung, welche VAN BENEDEN früher Blastoporus genannt hat.

Indessen auch die drei soeben hervorgehobenen Punkte sind nicht unbestritten geblieben. VAN BENEDEN (1899) selbst hat bei Fledermäusen sich nicht mit Sicherheit von einer Epibolie überzeugen können; er hat nur Andeutungen eines derartigen Prozesses entdecken können; er ist immerhin geneigt, eine Epibolie anzunehmen, da DUVAL bei dem gleichen Untersuchungsobjekt glücklicher gewesen sei und sich von der Gegenwart der Epibolie habe überzeugen können. Jedenfalls sei auch bei den Fledermäusen ein centraler Kern von Zellen von einer oberflächlichen Zelllage umhüllt. Es sei jedoch kein Blastoporus, ein Ort, an dem die inneren Zellen zu Tage treten, differenziert. Was DUVAL als Blastoporus abbilde, sei ein durch Verletzung entstandenes Artefakt.

HEAPE (A. L. III, 10, 1883), wohl der erste, welcher die Lehre VAN BENEDEN's von der Metagastrula als irrtümlich bekämpft hat, fand, daß die Eifurchung beim Maulwurf ganz unregelmäßig sei, so

daß z. B. die beiden ersten Blastomeren bald gleich groß, bald ungleich im letzten Fall bald wenig, bald erheblich in der Größe unterschieden seien. Auch auf späteren Stadien seien größere und kleinere Zellen durcheinander gemischt. Zum Schluß der Furchung sei eine Sonderung des Keimmaterials in eine äußere lichtere Zellschicht und eine innere an einer Stelle (Blastoporus VAN BENEDEN's) an der Oberfläche hervortretende trübere Masse — welche nach HEAPE sowohl Ektoblast als auch Entoblast liefert — vollzogen; aber das verschiedene Aussehen der Zellen habe sich erst allmählich entwickelt, indem von den anfänglich gleich aussehenden Blastomeren die oberflächlich gelegenen sich aufgehellt hätten.

Wohl die ausgedehntesten Untersuchungen über die Furchung des Säugetiereies verdanken wir ASSHETON, welcher *Kaninchen* (1894), *Schaf* (1898a) und *Schwein* (1898b) untersucht hat. Er ist ebenfalls zu dem Resultat gekommen, daß auf Unterschiede in der Größe und in der Färbbarkeit der Zellen während der Furchungsstadien kein Wert gelegt werden könne. Beim Kaninchen sind bei den ersten zwei Blastomeren meist geringfügige Größenunterschiede vorhanden; da aber auch im weiteren Verlauf Größenunterschiede zwischen den Abkömmlingen einer und derselben Mutterzelle vorkommen, die Teilungen außerdem nicht synchron verlaufen, ist es unmöglich, auf vor-

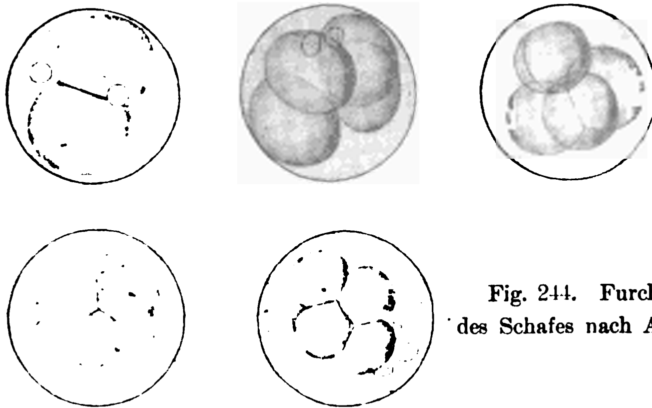


Fig. 244. Furchungsstadien des Schafes nach ASSHETON.

gerückteren Stadien für die Furchungskugeln auf Grund ihrer Beschaffenheit festzustellen, auf welche der beiden primitiven Blastomeren sie zurückgeführt werden müssen. Für das Schwein bildet ASSHETON ein Stadium der Zweiteilung ab, auf dem beide Teilprodukte untereinander gleich sind, nicht nur in Größe, sondern auch in Gehalt an Nahrungsdotter. In beiden Blastomeren bildet der Nahrungsdotter eine ölige Masse, welche eine schmale Rindenschicht und eine vom Kern eingenommene lichte Mitte frei läßt.

Färbungsunterschiede in den Blastomeren fand ASSHETON beim Schaf auf vorgerückteren Furchungsstadien: nämlich größere lichte Zellen neben kleineren dunkler gefärbten. Erstere gehörten der Innenschicht der soliden Morula an, bildeten dieselbe aber nicht allein, da auch die zweite Zellenform an ihr beteiligt war, so daß die Unterscheidung zwischen lichten und dunklen Zellen sich nicht, wie VAN

Beneden, Duval und Heape angeben, mit der Unterscheidung äußerer und innerer Zellen decken würde.

Die Lehre Van Beneden's, daß schon beim ersten Teilungsschritt ungleiche Blastomeren resultieren, hat eine weitere Erschütterung erfahren durch die Untersuchung Keibel's (1888) über den *Igel*, Tafani's (1888, 1889) und Sobotta's (1893, 1895) über die *Maus*. Die drei genannten Forscher fanden, daß die beiden ersten Furchungskugeln nach soeben beendigter Teilung untereinander gleich seien. Sobotta fand aber zugleich die Erklärung für die immer wieder mit aller Bestimmtheit auftretende Angabe, daß eine der Furchungs kugeln größer sei als die andere: nach beendeter Teilung wächst die eine Furchungskugel heran, gewinnt ein lichteres Aussehen ihres Protoplasma und teilt sich früher als die andere, was zur Folge hat, daß man so häufig ein aus 3 Zellen bestehendes Furchungsstadium findet. Der Teilung der herangewachsenen Blastomere folgt nach einiger Zeit die Teilung der zweiten Blastomere, und zwar in einer ganz merkwürdigen Richtung. Die Spindel liegt nicht, wie es sonst beim Furchungsprozeß der Wirbeltiere zu sein pflegt, der Ebene parallel, in welcher die Spindel der ersten Furchungskugel bei ihrer Teilung eingestellt war, sondern steht senkrecht zu ihr, so daß Tafani (1889) von einer „Aequatorialfurche“ hat reden können. Das Resultat dieser Teilungsweise ist, daß die Furchungskugeln des vierzelligen Stadiums, wie es auch Tafani und Assheton abgebildet haben, nach Art von Kanonenkugeln auf einander liegen; drei liegen in einer Ebene, die vierte liegt darüber. Nunmehr teilen sich die zwei zuerst entstandenen, inzwischen wieder herangewachsenen Blastomeren aufs neue, später die zwei kleineren; aber auch bei diesem Furchungsakt sind die Ebenen nicht gleichartig orientiert, sondern die Teilebene der einen Blastomere steht senkrecht auf der Teilebene der anderen. Offenbar findet schon auf diesen frühesten Stadien der Entwickelung eine Ernährung des Säugetierkeimes statt, welche bei den einzelnen Blastomeren nicht in gleicher Weise vor sich geht. Da einige Blastomeren rascher wachsen als andere, und ihre Teilung dadurch beschleunigt wird, entstehen Gruppierungen ganz anderer Natur und dementsprechend auch ganz andere Bedingungen der Teilung, als wir sie sonst bei Wirbeltieren treffen. Die Folge hiervon ist, daß im Lauf der Furchung Zahlen der Blastomeren entstehen, wie wir sie sonst nicht zu treffen pflegen außer den Zahlen 2, 4, 8 etc., Zahlen 3, 6, 12, manchmal auch 7, 9, 10 etc., daß ferner die Furchen in ihrer Anordnung gar keinen Vergleich mit den gewöhnlichen Furchen (meridionalen, äquatorialen, latitudinalen etc.) gestatten. Wir finden ähnliche Erscheinungen bei den sogenannten „zusammengesetzten Eiern“ der Plattwürmer, bei denen auch das kleine dotterarme Ei von den Dotterzellen aus frühzeitig ernährt wird und daher einen ganz abnormen Furchungstypus entwickelt. Unter diesen Verhältnissen ist es ganz begreiflich, wenn Sobotta zu dem Resultat gelangte, daß bei der Maus gar kein Zusammenhang zwischen der Lage der Furchungsebene und der Symmetrieebene des späteren Embryo vorhanden sei.

Hubrecht (1902) hat neuerdings abermals versucht, der verschiedenen Größe der Furchungskugeln eine verschiedene prospektive Bedeutung zuzuschreiben. Er spricht als Vermutung aus, es möge die größere Zelle, die auch durch besondere Größe des Kernes ausgezeichnet sei, die Anlage des „Trophoblasts“, die kleinere dagegen die Anlage des

„Embryonalknotens“ sein (vergl. das Kapitel über Gastrulation). Ich glaube, man kann jetzt schon sagen, daß diese Vermutung alle Wahrscheinlichkeit gegen sich hat.

Während der Furchungsstadien wandern die Eier durch den Ovidukt, je nach den einzelnen Arten mit verschiedener Geschwindigkeit. Bei der Maus langt das Ei 3 Tage nach der Befruchtung zur Zeit, wo die 16 Zellen zu 32 werden, im Uterus an, manchmal etwas später, seltener früher. Aehnlich verhalten sich Meerschweinchen und Kaninchen. Bei anderen Säugetieren geht die Wanderung rascher zu Ende; beim *Igel* z. B. fand KEIBEL das Stadium von 2 Zellen schon im Uterus; desgleichen VAN BENEDEN bei *Fledermäusen* und HUBRECHT (1895) bei dem Insektenfresser *Tupaja javanica*; bei dritten Formen wiederum gelangt das Ei später in den Uterus, beim Hund 8—10 Tage nach der Begattung. Die Eier von *Tarsius spectrum* erreichen nach HUBRECHT (1902) noch im Eileiter, und zwar in dem Endabschnitt desselben, das Stadium von 48—64 Teilstücken.

Aehnliche Variabilität herrscht bezüglich der Eihüllen. Wenn das Ei am Anfang des Ovidukts befruchtet wird, besitzt es (vergl. p. 564) noch Reste des Discus proligerus in Form der „Corona radiata“. Allmählich schwinden die Granulosazellen, welche bei zweigeteilten Eiern nur selten noch in Resten vorhanden sind. Die Zona pellucida bildet dann zunächst die einzige Eihülle; sie kann lange Bestand haben und sogar durch Auflagerung von Eiweißschichten noch eine Verstärkung erfahren, wie beim Kaninchen. Beim Ei der Maus schwindet sie schon auf dem 8-Zellenstadium, so daß von da ab der Keim völlig hüllenlos ist (SOBOTTA 1902); doch kann auch die Eihülle bei Eiern mit 16—18 Blastomeren noch vorhanden sein (SOBOTTA 1902). Wie bei den *Nagern*, so herrschen auch bei den *Insektivoren* große Unterschiede. Bei *Sorex* (HUBRECHT) und *Talpa* (HEAPE) ist die beginnende Keimblase noch von einer kräftigen Zona pellucida umhüllt; bei *Tupaja* konnte sie HUBRECHT (1895) ausnahmsweise noch auf vorgerückteren Stadien finden, in der Regel vermißte er sie schon auf frühen Furchungsstadien; und zu dem gleichen Ergebnis (keine Zona pellucida selbst bei Befruchtungsstadien, ab und zu Persistenz derselben in vorgerückter Entwickelung) gelangt er bei *Tarsius spectrum* (1902). VAN BENEDEN, dem die verschiedenen Befunde rücksichtlich der Zona ebenfalls aufgefallen waren, suchte sie aus verschiedener Konservierung zu erklären auf Grund der Wahrnehmung, daß Säuren die Zona lösen. HUBRECHT und SOBOTTA sind nicht dieser Ansicht, da sie die Unterschiede auch bei Material beobachteten, welches ohne Säuren konserviert war.

Nur noch historisches Interesse besitzen zwei Angaben BISCHOFF's (1852, 1854). Beim *Meerschweinchen* und *Reh* glaubte derselbe beobachtet zu haben, daß alle Furchungskugeln im Uterus wieder untereinander verschmelzen, ehe die definitive Zellbildung erfolgt. Beim *Meerschweinchen* beobachtete er gemeinsam mit LEUCKART Rotationen des Eies und glaubte daß dieselben durch Flimmerung hervorgerufen seien. Es liegt nahe an anklebende Flimmerzellen des Eileiters zu denken.

Im Lauf der Furchung entwickelt sich, wie wir oben gesehen haben, ein solider Zellenhaufen, welcher aus wenigen centralen Zellen und einer Umhüllung von ebenfalls wenigen Zellen besteht. Dieses von VAN BENEDEN und später von DUVAL als epibolische Gastrula

gedeutete Morulastadium wächst durch Teilung der äußeren und inneren Zellen heran; es entwickelt sich zur Blastula, indem sich excentrisch ein mit Flüssigkeit erfüllter Hohlraum bildet, sei es durch Zusammenfließen mehrerer anfangs getrennter (intercellularer?) Flüssigkeitsansammlungen (Van Beneden, Sobotta, 1902), sei es durch Dehiscenz, indem auf einer Seite zwischen der inneren Zellenmasse und der Rinde ein Spaltraum entsteht (Hubrecht). So wird eine einschichtige Zellenblase erzeugt, deren Wand an einem Pol zum Embryonalknoten (Hubrecht) verdickt ist. Ihre Umbildung zur Gastrula soll im nächsten Kapitel besprochen werden.

Geschichtliches über den Furchungsprozeß.

Wie schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, ist der Furchungsprozeß von Prévost und Dumas (A. L. I 1824) am Froschei entdeckt worden. Man hat zwar ausfindig gemacht, daß schon Swammerdam die Zweiteilung des Froscheies beschrieben und abgebildet, und daß auch Rösel v. Rosenhof (A. L. I 1758) die gleiche Erscheinung beim Ei des Laubfrosches aufgefunden hat. Wie wenig aber auf diese fragmentarischen Beobachtungen Wert gelegt werden kann, geht daraus hervor, daß Swammerdam (A. L. I 1737—38), in den Vorstellungen der Präformationstheorie befangen, in der Teilung des Eies eine Teilung des kleinen Fröschchens durch eine Falte in zwei Teile erblickte, und daß Rösel v. Rosenhof von den Eiern anderer Batrachier hervorhebt, daß ihr Dotter sich nicht verändere. Und so bleibt denn den französischen Gelehrten die Ehre unbenommen, die Erscheinung zum erstenmal im Zusammenhang und in ihren verschiedenen Phasen beschrieben zu haben, und zwar in einer Weise, daß das Interesse der Forscher dem Vorgang von nun an dauernd gewahrt blieb.

Während Prévost und Dumas, deren Angaben von Rusconi (A. L. III 7, 1826) bestätigt wurden, sich mit der Schilderung des Furchenbildes genügen ließen, gelangte C. E. v. Baer (A. L. I 1834) zu der wichtigen Erkenntnis, daß die Furchen durch die Eikugel durchschneiden und sie schließlich in zahlreiche kleine, infolge tangentialer Teilung in mehreren Schichten um einen Hohlraum gruppierte Teile zerlegen. Er faßt den Furchungsprozeß als die Zerlegung einer lebendigen Kugel in zahlreiche Individualitäten auf, aus denen sich dann ein neues Individuum aufbaut, und vermutet, daß der gleiche Vorgang sich bei allen Organismen wiederfinden werde.

Diese Vermutung wurde vollkommen bestätigt, und zwar zunächst durch Untersuchungen an Säugetieren und Fischen. Für die Säugetiere wiesen nahezu gleichzeitig Bischoff (1838) auf der Naturforscherversammlung zu Freiburg und Barry (A. L. III 20, 1838—1840) den Furchungsprozeß in einer dem Furchungsprozeß der *Amphibien* ähnlichen Form nach, Bischoff vor allem an einer ganzen Reihe von Arten (A. L. III 1842—1854). Die Untersuchungen an Fischen (Rusconi, A. L. III 4, 1836, C. Vogt, A. L. III 4, 1842) förderten zugleich die wichtige Erkenntnis, daß hier nur ein Teil des Eies, die Keimscheibe, geteilt werde, eine Erkenntnis, welche durch Kölliker's (A. L. II 1844) Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden erweitert und vertieft wurde und denselben zu der Unterscheidung der „partiellen" und „totalen" Eifurchung veranlaßte. In den Jahren 1848—1859 erschien dann das große Werk Coste's über die allgemeine und specielle Entwickelungsgeschichte der organisierten

Wesen, in dem die partielle Furchung auch für das Hühnerei erwiesen wurde. Am spätesten wurde der Furchungsprozeß für die *Reptilien* genauer beschrieben und abgebildet, und zwar durch AGASSIZ und CLARK am Ei der Schildkröten (A. L. III 8, 1857). Doch hatte schon vorher KÖLLIKER, wie LEYDIG (1848) mitteilt, an einem Eidechsenei die Anwesenheit von 6 Furchungshügeln festgestellt. Wie in der gleichen Zeit auch der Furchungsprozeß in den verschiedensten Abteilungen wirbelloser Tiere aufgefunden wurde, dies zu besprechen liegt außerhalb des Rahmens dieser Darstellung.

Die Unterscheidung von Eiern mit partieller und solchen mit totaler Furchung führte zu der Aufstellung, daß in ersteren Substanzen verschiedener Bedeutung enthalten seien. REICHERT (1846) nannte dieselben, um ihre Funktion zu charakterisieren, Bildungsdotter und Nahrungsdotter; später nannte REMAK (A. L. I 1850—1855) die Eier mit totaler Furchung holoblastisch, die Eier mit partieller Furchung meroblastisch. Nachdem VAN BENEDEN (1870) die Bedeutung des Nahrungsdotters für den Furchungsprozeß genauer erläutert hatte, entwarf HAECKEL (A. L. I 1875) ein übersichtliches Schema der verschiedenen Arten der Furchung; er unterschied unter den holoblastischen Eiern solche mit „äqualer“ und „inäqualer“ Furchung, unter den meroblastischen Eiern solche mit „diskoidaler“ und „superficieller“ Furchung. Für die verschiedene Anordnung des Dotters, welche diesen Formen der Furchung zu Grunde liegt, führte BALFOUR (A. L. II 1880) die Namen „alecithal“, „telolecithal“, „centrolecithal“ ein.

Viel interessanter als die Darstellung des Entwickelungsgangs, den unsere Kenntnisse vom Verlauf des Furchungsprozesses genommen haben, ist die Geschichte der Auffassungen von der Bedeutung des wichtigen Vorgangs. C. E. v. BAER sprach die Vermutung aus, daß der Furchungsprozeß den Zweck habe, die Wirkungsweise der Befruchtung zu erhöhen, indem er durch Zerteilung der Eimasse in viele kleine Stücke diese in viel innigere Beziehung mit der befruchtenden Flüssigkeit bringe. Mit Recht lehnte RUSCONI diese Auffassung ab mit der Begründung, daß der Furchungsprozeß eine Folgeerscheinung, keine Vorbereitung der Befruchtung sei. Im weiteren Verlauf wandte sich das Interesse der Forscher von dieser physiologischen Betrachtungsweise ab und mehr der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Furchung zu. Die Uebertragung der Zelltheorie auf das Tierreich durch SCHWANN (A. L. I 1839) nötigte auch die Embryologen, sich mit dem Problem auseinanderzusetzen, in welcher Weise das Ei und die Furchungskugeln vom Standpunkt der Zellenlehre aus zu beurteilen seien. SCHWANN selbst hatte zwei Möglichkeiten in Erwägung gezogen: entweder ist das Keimbläschen die Zelle, der Keimfleck der zugehörige Kern, oder das ganze Ei ist als Zelle, das Keimbläschen als Kern, der Keimfleck als Kernkörperchen zu deuten. Von der Entscheidung dieser Frage würde dann weiter die Auffassung der Furchungskugeln abhängen. In einer Nachschrift zu seinem Epoche machenden Werk neigt sich SCHWANN, freilich nicht auf Grund eigener Untersuchungen, sondern gestützt auf die Angaben R. WAGENER's über die Oogenese der Insekten, der zweiten Auffassung zu („Die Deutung des Keimbläschens als Kern der Eizelle scheint mir daher kaum zweifelhaft“).

Im Verlauf der vierziger Jahre des verflossenen Jahrhunderts haben beide von SCHWANN als möglich hingestellten Auffassungen ihre Vertreter gefunden, ohne daß es geglückt wäre, für die eine oder die andere

triftige Beweise beizubringen. Die Gründe hierfür sind in den beiden Fundamental-Irrtümern des Schwann-Schleiden'schen Zellbegriffs zu suchen, 1) daß das Wichtigste an der Zelle ihre Membran sei, und 2) daß eine Zelle sich innerhalb einer Zelle (endogen) oder außerhalb einer solchen (exogen) im Cytoblastem neubilde auf eine Weise, welche man als eine Urzeugung der Zelle bezeichnen könnte. Daß die Furchungskugeln sich durch Teilung vermehren, eine Erscheinung, welche für uns jetzt ein sicherer Beweis ihrer Zellnatur ist, war bei den damals herrschenden Auffassungen ein Haupthindernis, ihre Zellnatur zu erkennen. Dazu kam, daß man an ihnen keine Membran nachweisen konnte, was abermals mit dem Zellbegriff unvereinbar zu sein schien. Wer, eingelebt in den durch die Protoplasmatheorie völlig umgewandelten Zellbegriff, an das Studium der Furchungslitteratur der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts herantritt, wird große Schwierigkeiten empfinden, sich in den Gedankengang der damaligen Zeit einzuleben.

Der hauptsächlichste Vertreter der Richtung, welche in den Kernen der Eizelle und der Furchungskugeln die eigentlichen Zellen erblickte und die Blastomeren als „Umhüllungskugeln" deutete, mit denen der Dotter bei der Furchung die Embryonalzellen umgiebt, war Kölliker (1843). Bei seinen ausgedehnten Untersuchungen über die Eifurchung wirbelloser Tiere wurde er durch Beobachtungen an den Eiern eines *Bothryocephaliden* irregeführt. Bei demselben ist, wie wir jetzt wissen, das eigentliche Ei, die Keimzelle, äußerst klein und von einem Mantel von Dotterzellen umgeben (zusammengesetztes Ei); lange Zeit über wurde irrtümlich die Keimzelle dem Keimbläschen oder Eikern der übrigen Tiere verglichen, infolgedessen die Hülle von Dotterzellen dem Körper der Eizelle. Kölliker fand nun, was ja auch ganz richtig ist, daß aus der von ihm ebenfalls dem Keimbläschen verglichenen Keimzelle ein Haufen von Embryonalzellen hervorgeht, der sich in die Larve verwandelt und dabei den Dotter aufverbraucht. So solle nun auch bei den übrigen Tieren aus dem Keimbläschen eine Generation von Embryonalzellen (das sind nach unserer Auffassung Kerne der Furchungszellen) entwickelt werden, nur mit dem Unterschied, daß jede Embryonalzelle gleich bei ihrer ersten Entstehung auf dem Wege des Furchungsprozesses mit einer Umhüllungskugel von Dottermaterial umgeben werde. Einige Beobachtungen an *Nematoden*-Eiern machten es Kölliker wahrscheinlich, daß die „Embryonalzellen", wie es die Schwann'sche Theorie verlangte, endogen in Mutterzellen entständen und durch Auflösung derselben frei würden. Demnach würde nach Kölliker's Auffassung der Furchungsprozeß in folgender Weise verlaufen: Im Keimbläschen entstehen 2 Tochterzellen, diese werden frei und liefern die ersten Embryonalzellen, welche sich mit Umhüllungskugeln umgeben (1. Furchung) u. s. w. Noch in seiner Monographie der Cephalopodenentwickelung hat Kölliker (1846) an dieser Deutung festgehalten. Ganz phantastisch lauten die Angaben Carl Vogt's (A. L. III, 4, 1842, 7, 1842), welcher zu seinen Untersuchungen über den Furchungsprozeß Eier mit multinukleolären Keimbläschen gewählt hatte; er kam zu einer Einschachtelungstheorie. Anschließend an Ansichten Barry's entwickelte er die Auffassung, daß das Keimbläschen eine Zelle sei, in welcher eingeschlossen eine Generation kleiner Zellen, die Keimflecke, liege. Wenn das Keimbläschen sich auflöst, werden die Keimflecke frei. Diese sind die ersten Embryonalzellen, um welche sich andere Zellen bilden, das, was wir jetzt Kerne nennen; um diese grenzen sich als die letzten Zellen die Dotterkugeln ab.

Unseren jetzigen Auffassungen steht REICHERT (1841) näher, insofern er sich für die zweite von SCHWANN aufgestellte Alternative erklärte, daß die „Dotterkugeln“ die Zellen, ihre bläschenförmigen Einschlüsse die Kerne seien. Um diese Auffassung durchzuführen ohne mit dem SCHWANN'schen Zellbegriff zu brechen, sah sich REICHERT allerdings genötigt, den Beobachtungen Gewalt anzuthun: im Widerstreit mit allen übrigen Beobachtern ließ er die Furchungskugeln von Membranen umhüllt sein. Und um auch die Entstehung von Zellen im Cytoblastem aufrecht erhalten zu können, ließ er im Froschei die Kerne schon lange vor der Furchung auftreten und sich mit Zellen umgeben, so daß alle Furchungszellen schon vor der Furchung im Ei enthalten seien und durch den Furchungsprozeß nur ganz allmählich aus den Hüllen ihrer Mutterzellen herausgeschält oder, wie er sich ausdrückt, „entschachtelt“ würden. Diese letztere ganz willkürliche, allen Beobachtungen widersprechende Anschauung gab REICHERT (1846 A. L. III 10, 1861) später preis, als er NAEGELI's Lehre von der „Entstehung von Zellen um Inhaltsportionen“ kennen lernte. Nach unseren modernen Anschauungen bedeutet diese Lehre NAEGELI's die Lehre von der Teilung der Zellen. Denn dieselbe besagt, daß zunächst Kern und Zellinhalt sich teilen, daß dann um jedes Teilungsprodukt (Inhaltsportion) die Zelle, d. h. die neue Zellmembran gebildet werde. REICHERT glaubte diese Vorgänge genau so, wie NAEGELI es geschildert hatte, an den Eiern von *Strongylus auricularis* zu finden, nur ließ er vor der Teilung den Kern sich auflösen und später zwei neue Kerne entstehen; er hatte ja auch hierin im ganzen Recht, mit Ausnahme, daß er das Unsichtbarwerden des Kerns auf dem Spindelstadium als Auflösung deutete, woraus ihm kein Vorwurf gemacht werden kann, und daß er Zellmembranen der Theorie zuliebe beschrieb, wo keine vorhanden waren.

In diesem Zustande befand sich die Lehre von der morphologischen Deutung des Furchungsprozesses am Ende der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. LEYDIG (1848) hat von dem damaligen Stande der Anschauungen ein vortreffliches Bild in einem Aufsatze der „Isis“ entworfen. Die Diskussion des Problems war auf einem toten Punkte angelangt, über den hinaus ein Fortschritt nur durch einen Bruch mit der SCHWANN-SCHLEIDEN'schen Zelltheorie zu erzielen war. Dies geschah durch die Protoplasmatheorie, welche, abgesehen von hervorragenden Botanikern, durch LEYDIG, VIRCHOW, BRÜCKE, BEALE, vor allem aber MAX SCHULTZE angebahnt wurde. In dem erwähnten Aufsatze vertrat LEYDIG die Ansicht, daß die Bläschen in den Furchungskugeln Kerne seien, welche sich wie die Furchungskugeln durch Teilung vermehren, aber er trägt Bedenken, die Furchungskugeln Zellen zu nennen; es seien Gebilde ohne Membran, welche durch Umbildung der oberflächlichen Schicht zu einer Membran zu Zellen weiter entwickelt würden, eine Auffassung, welche in ähnlicher Weise auch von LEUCKART in dem Artikel „Zeugung“ des Handwörterbuchs der Physiologie ausgedrückt worden ist. Viel bestimmter äußert sich LEYDIG in seiner 9 Jahre später erschienenen Histologie, in welcher er die Eifurchung als Zellteilung schildert, die Furchungskugeln Zellen nennt und bei der Begriffsbestimmung der Zelle sich begnügt zu sagen, daß m e i s t e n s eine Membran vorhanden sei. Den gleichen Standpunkt hatte schon früher M. SCHULTZE in seiner Entwickelungsgeschichte des Neunauges (A. L. III 1855) eingenommen. In die Zwischenzeit fällt eben der Umschwung der Meinungen, wenn es auch noch Jahre bedurfte, bis die durch die Protoplasmatheorie gewonnene neue Fassung des Zellbegriffs allgemeine Anerkennung fand.

Für das richtige Verständnis des Furchungsprozesses war es weiter von fundamentaler Bedeutung, Klarheit über das Verhalten der Kerne zu bekommen, ob sie vor jeder Teilung aufgelöst und nach ihr neu gebildet werden, oder ob sie sich wie die Zellen selbst teilen. Die Darstellung, in welcher Weise sich die Lehre von der Kernteilung entwickelt hat, muß den Lehrbüchern der Histologie überlassen bleiben.

Nachdem die Anschauungen über die morphologische Bedeutung des Furchungsprozesses nach allen Richtungen geklärt waren, gewann die physiologische Forschung aufs neue die Oberhand. Dieselbe hatte seit den Zeiten Baer's so gut wie ganz geruht. Zwar hatte Newport (1854) wichtige hier einschlagende Fragen (Einfluß lokalisierter Befruchtung, Beziehungen der Furchungsebenen zur Symmetrieebene der Larve) aufgeworfen und zu lösen versucht. Seine Arbeiten blieben aber ohne Einfluß auf den Entwickelungsgang der Forschung, gerieten in Vergessenheit und fanden erst die gebührende Beachtung, als sich in den letzten zwei Jahrzehnten des verflossenen Jahrhunderts das Interesse abermals physiologischen Fragestellungen zuwandte. Diese neue Periode physiologisch-entwickelungsgeschichtlicher Untersuchung nahm ihren Ausgangspunkt von den Arbeiten Pflüger's (1883), welcher den Einfluß der Schwerkraft auf das befruchtete Amphibienei untersuchte und zum Resultat kam, daß die Anordnung der ersten Teilfurchen und, da diese in bestimmter Lage zur fertigen Organisation stehen, auch die letztere von der Schwerkraft bestimmt werde. Die Arbeiten fanden Widerspruch von seiten Born's, Roux's, O. Hertwig's. Es entwickelten sich Probleme der mannigfachsten Art, über die im Obigen so ausführlich berichtet wurde, daß auf eine geschichtliche Darstellung an dieser Stelle verzichtet werden kann.

Litteratur

(außer den in dem allgemeinen Litteraturverzeichnis und im Anschluß an dieses Kapitel aufgeführten Arbeiten).

1) **Van Beneden, Edouard,** *Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Mem. cour. Acad. Roy. Sc. de Belgique. Bd. XXXIV.* **1870.**

2) **Kölliker, A.,** *Ueber die ersten Entwickelungsvorgänge im befruchteten Ei. Arch. Anat. Phys. p. 68—142. Mit 2 Tfln.* **1843.**

3) **Leydig, Franz,** *Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in der Tierwelt und nach ihrer Bedeutung. Eine von der medizinischen Fakultät in Würzburg im Jahre 1847 gekrönte Preisschrift, Isis. p. 160—193.* **1848.**

4) **Reichert, C. B.,** *Ueber den Furchungsprozeß des Batrachier-Eies. Arch. Anat. Phys. p. 523—542.* **1841.**

5) — *Der Furchungsprozeß und die sogenannte Zellbildung um Inhaltsportionen. Ebenda p. 196—283. Mit 1 Tfl.* **1846.**

Litteratur zum I. und II. Teil des II. Kapitels.

(außer den in dem allgemeinen Litteraturverzeichnis zitierten Arbeiten).

Assheton, R. *A Re-investigation into the Early Stages of the Development of the Rabbit. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXXVII. p. 113—164. 5 Taf.* **1894.**

— *The Segmentation of the Ovum of the Sheep with Observations on the Hypothesis of the Hypoblastic Origin for the Trophoblast. Ebenda. N. S. Vol. XLI. p. 205—262. 4 Taf.* **1898a.**

— *The Development of the Pig during the First Ten Days. Ebendas. N. S. Vol. XLI. p. 329—361. 4 Taf.* **1898b.**

v. Baer, C. E. *Untersuchungen über die Entwickelungs-Geschichte der Fische. 52 pp. 1 Taf. Leipzig* **1835.**

— *Die Metamorphose des Eies der Batrachier vor der Erscheinung des Embryo und Folgerungen aus ihr für die Theorie der Erzeugung. Arch. f. Anat. u. Phys.* **1834,** *p. 481—510.*

Van Bambeke. *Sur les trous vitellins que présentent les œufs fécondés des Amphibiens. Bull. Acad. roy. des sciences de Belgique. Sér. 2. T. XXX. p. 58—71. 1 Taf.* **1870.**
— *Recherches sur l'embryologie des Batraciens. Ebenda. Sér. 2. T. XLI. p. 97—135. 2 Taf.* **1876.**
— *Nouvelles recherches sur l'embryologie dès Batraciens. Arch. biol. T. I. p. 305—380. 4 Taf.* **1880.**
— *Remarques sur la reproduction de la Blennie vivipare (Zoarces viviparus Cuv.). Bullet. Acad. royale de Belgique. Sér. 3. T. XV.* **1888.**
— *Sur un groupement de granules pigmentaires dans l'œuf en segmentation d'Amphibiens anoures et du Crapaud commun en particulier. Bull. Acad. roy. des sciences de Belgique. Sér. 3. T. XXXI. p. 29—46.* **1896.**
Barfurth, D. *Regeneration und Involution. Jährliche Berichte in Merkel u. Bonnet, Ergebn. Anat., Entwickelungsgesch.*
— *Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anat. Hefte. Abt. I. H. IX.* **1894.**
Bataillon, E. *Nouvelles recherches sur les mécanismes de l'évolution: Les premiers stades du développement chez les poissons et les amphibiens. Arch. d. Zool. exp. gén. Ser. 3. T. V. p. 281—317. 2 Taf.* **1897.**
— *La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XI. p. 149.* **1901.**
Bellonci, Giuseppe. *Blastoporo e linea primitiva dei Vertebrati. Atti della R. Accad. dei Lincei. Cl. fis., mat. e nat. Vol. XIX. p. 83 - 126. 6 Taf.* **1884.**
— *Del fuso direzionale e della formazione di un globulo polare nell'ovulo ovarico di alcuni mammiferi. Ebenda. Rendiconti. Vol. I. p. 285.* **1885.**
Behrens, G. *Die Reifung und Befruchtung des Forelleneies. Anat. Hefte. Bd. X. p. 227—285. 6 Taf.* **1898.**
Benecke, B. *Ueber Reifung und Befruchtung des Eies bei der Fledermaus. Zool. Anz. Bd. II. p. 304—305.* **1879.**
— *Ueber die Entwickelung des Erdsalamanders. Zool. Anz. Bd. III.* **1880.**
Beneden, E. Van. *La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères. Bull. Acad. roy. de Belgique. Sér. 2. T. XL.* **1875.**
— *A contribution to the history of the embryonic development of the Teleosteans. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XVIII. p. 41—57. 1 Taf.* **1878.**
— *Recherches sur l'embryologie des Mammifères. Arch. biol. T. I. p. 137—224. 3 Taf.* **1880.**
— *Recherches sur les premiers stades du développement du Murin (Vespertilio murinus). Anatom. Anz. Bd. XVI. p. 305—334.* **1899.**
— *et* **Julin.** *Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf chez les Chiroptères. Arch. biol. T. I. p. 551—571. 2 Taf.* **1880.**
Berent, W. *Zur Kenntnis des Parablastes und der Keimblätterdifferenzierung im Ei der Knochenfische. Jenaisch. Zeitschr. Bd. XXX. p. 291—349. 3 Taf.* **1896.**
Berg. *Furchung und Parablastbildung bei Esox lucius. Nachr. Gesellsch. Freunde d. Naturk. Univ. Moskau. Bd. LXXXVI. p. 29—52.* **1899.**
Bischoff, L. W. *Bestätigung des von Dr. Newport bei den Batrachiern und Dr. Barry bei den Kaninchen behaupteten Eindringens der Spermatozoiden in das Ei. 10 pp. Gießen* **1854.**
— *Neue Beobachtungen zur Entw.-Gesch. des Meerschweinchens. Abh. math.-phys. Kl. Akad. Münch. Bd. X. p. 117—166.* **1870.**
Blanc, H. *Étude sur la fécondation de l'œuf de la Truite. Ber. Naturf. Gesellsch. Freiburg. Bd. VIII. p. 163—191. 1 Taf.* **1894.**
— *A propos de la fécondation de l'œuf de la Truite. Bibliogr. anat. p. 222—235,* **1898.**
Boehm, A. A. *Ueber die Befruchtung des Neunaugeneies. Sitzungsber. math.-physik. Kl. Akad. d. Wiss. München. Bd. XVII. p. 53 - 63.* **1887.**
— *Ueber Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXII. p. 613—670 mit 2 Taf.* **1889.**
— *Die Befruchtung des Forelleneies. Sitzungsber. Ges. Morph. Physiol. München. Bd. VII. p. 63—73.* **1891.**
Born, G. *Ueber Doppelbildungen beim Frosch und deren Entstehung. Bresl. ärztl. Zeitschr. No. 14.* **1882.**
— *Beiträge zur Bastardierung der einheimischen Anurenarten. Arch. ges. Physiol. Bd. XXXII.* **1883.**
— *Ueber den Einfluſs der Schwere auf das Froschei. Bresl. ärztl. Zeitschr. No. 8.* **1884.**
— *Ueber die inneren Vorgänge bei der Bastardbefruchtung der Froscheier. Bresl. ärztl. Zeitschr. No. 16.* **1884*.**
— *Biologische Untersuchungen. I. Ueber den Einfluſs der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. p. 475—548 mit 2 Taf.* **1884 †.**

Born, G. *II. Weitere Beiträge zur Bastardierung der einheimischen Anuren. Ebenda. Bd. XXVII. p. 192—271. 2 Taf.* **1886.**
— *Ueber die Furchung des Eies bei Doppelbildungen. Bresl. ärztl. Zeitschr. No. 15.* **1887.**
— *Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei Triton taeniatus. Anat. Anz. Bd. VII. p. 772—781 u. p. 803—811.* **1892.**
— *Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. Bd. VIII. p. 609.* **1893.**
— *Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. p. 1—79. 4 Taf.* **1894.**
— *Neue Kompressionsversuche an Froscheiern. Jahresber. Schl. Gesellsch. Zool.-bot. Sekt. Maiheft.* **1894.**
Bouin. *Histogénèse de la glande femelle chez Rana temporaria. Arch. biol. T. XVII.* **1900.**
Boulenger, G. A. *On the Reptiles and Batrachians of Salomon Islands. Transact. Zool. Soc. London. Vol. XII. p. 35—62.* **1890.**
Brook, George. *Preliminary account of the development of Trachinus vipera. Journ. Linn. Soc. (Zool.) Vol. XVIII. p. 274—290. 4 Taf.* **1884.**
— *On the origin of the hypoblast in pelagic Teleostean ova. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. XXV. p. 29—37. 1 Taf.* **1885.**
— *The formation of the germinal layers in Teleostei. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XXXIII. p. 199—239. 3 Taf.* **1886.**
Braus, H. *Ueber Zellteilung und Wachstum des Tritoneies mit einem Anhang über Amitose und Polyspermie. Jen. Zeitschr. Bd. XXIX. p. 443—512. 5 Taf.* **1895.**
Budgett. *Notes on Batrachians of the Paraguayan Chaco. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XLII. p. 305—333. 5 Taf.* **1899.**
— *On the Breeding Habits of some West African Fishes, with an Account of the External Features in Development of Protopterus annectens, and a Description of the Larva of Polypterus laparedii. Transact. Zool. Soc. London. Vol. XVI. Pt. 2. p. 115 — 136. 2 Taf.* **1901.**
Calberla, E. *Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der ersten Entwickelung des Wirbeltiereies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. p. 437—486. 3 Taf.* **1877.**
Carnoy, J. B., et Lebrun, H. *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. Premier mémoire: Salamandre et Pleurodèle. La Cellule. T. XII. Heft 2.* **1897.**
— *II. mémoire: Axolotl et Tritons. Ebenda. T. XIV. Heft 1.* **1898.**
— *III. mémoire: Les globules polaires des Urodèles. Ebenda. T. XVI. Heft 2.* **1899.**
— *IV. mémoire: Les Anoures. Ebenda. T. XVII. Heft 2.* **1900.**
v. Chauvain, Marie. *Die Art der Fortpflanzung des Proteus anguineus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. p. 671—685. 1 Taf.* **1883.**
Chiarugi, Giulio. *Il raffredamento come causa di anomalie di sviluppo delle uova di Anfibi. Arch. di Biologia. Vol. LI. p. 1—12.* **1897.**
— *Produzione sperimentale di duplicità embrionali in uova di Salamandrina perspicillata. Monit. zool. Ital. Vol. IX. Heft 5.* **1898.**
— *La segmentazione delle uova di Salamandrina perspicillata. Ebenda. Vol. XII. p. 176—187 u. 373—381.* **1899.**
Chiarugi e Bianchi. *Influenza della temperatura sullo sviluppo delle uova di Salamandrina perspicillata. Monit. zool. Ital. Vol. VII. Heft 12.* **1896.**
Cunningham, J. T. *Relations of yolk to gastrula in Teleosteans. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXVI. p. 1—38.*
— *On the structure and development of the reproductive elements in Myxine glutinosa L. Ebenda. Vol. XXVII. p. 40—76. 2 Taf.* **1887.**
— *On some disputed points in Teleostean embryology. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. VII. p. 203—221.* **1891.**
— *On the histology of the ovary and of the ovarian ova in certain marine fishes. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XL. p. 101—165. 3 Taf.* **1898.**
Czermak, Nic. *Die Mitochondrien des Forelleneies. Anat. Anz. Bd. XX. p. 158—160.* **1902.**
De l'Isle, Arthur. *Mémoire sur les mœurs et l'accouchement de l'Alytes obstetricans. Ann. des sc. nat. Zool. Sér. 4. T. III. Art. 8. 51 p.* **1876.**
Dean, Bashford. *Notes on the spawning habits of the Brook-Lamprey (Petromyzon wilderi). Trans. N. Y. Acad. Sc. Vol. XVI. p. 322—324.* **1897.**
— *On the dogfish (Amia calva), its habits and breeding. IV. Ann. Rep. Comm. of fisheries of New York.* **1898.**
— *Reminiscence of holoblastic cleavage in the egg of the Shark, Heterodontus (Cestracion) japonicus Macleag. Amotationes Zool. Japon. Vol. IV. p. 1.* **1901.**
Duval, M. *De la formation du blastoderm dans l'œuf d'oiseau. Ann. des sc. nat. Zool. Sér. 6. T. XVIII.* **1884.**
— *Sur l'accouplement des chauves-souris. C. R. Soc. d. biol. p. 135.* **1895.**

v. **Ebner, V.** *Die äußere Furchung des Tritoneies und ihre Beziehungen zu den Hauptrichtungen des Embryos. Festschr. f. Alexander Rollett. p. 1—29. 2 Taf. Jena.* ***1893.***

Eimer, Th. *Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. p. 216—244. 2 Taf.* ***1871.***

— *Ueber die Fortpflanzung der Fledermäuse. Zool. Anz. Bd. II. p. 425—426.* ***1879.***

Endres, H. *Anstichversuche an Froscheiern. Sitzungsber. zool.-bot. Sektion Schles. Gesell. vaterl. Kultur. November.* ***1894.***

— *Ueber Anstich- und Schnittversuche an Eiern von Triton taeniatus. Jahresber. Schles. Gesellsch. vaterl. Kultur. Juliheft.* ***1895.***

— *Anstichversuche an Rana fusca. 2. Teil Ergänzung durch Anstichversuche an Eiern von Rana esculenta, sowie theoretische Folgerungen aus beiden Versuchsreihen. Ebenda. Bd. II. p. 517.* ***1896.***

— *u.* **Walter, H. E.** *Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. 1. Teil. Arch. f. Entw. Mech. Bd. II. p. 38—52 mit 4 Taf.* ***1895.***

Eycleshymer, A. C. *The early development of Amblystoma with Observations on some other Vertebrates. Journ. Morph. Vol. X. p. 343—418.* ***1895.***

— *The cleavage of the egg of Lepidosteus osseus. Anat. Anz. Bd. XVI. p. 529—536.* ***1899.***

Fick, Rudolf. *Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. wissensch. Zool. Bd. LVI. p. 529—614. 4 Taf. Vorl. Mitt.: Verh. Anat. Ges. 1893. p. 120 Anat. Anz. Bd. VII. p. 818.* ***1893.***

— *Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verh. Anat. Ges. 1899. p. 68—73.* ***1899.***

Flemming, W. *Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. Arch. f. Anat. Phys. Anat. Abt.* ***1885.***

Fries. *Ueber die Fortpflanzung der einheimischen Chiropteren. Zool. Anz. Bd. II. p. 355—357.* ***1879.***

— *Ueber die Fortpflanzung von* **Meles taxus.** *Zool. Anz. Bd. III. p. 486—492.* ***1880.***

Fulton, Wemyss. *On the maturation of the pelagic eggs of Teleostean Fishes. Zool. Anz. Bd. XXI. p. 245—252.* ***1898.***

— *The ovaries and ovarian eggs of the angler or frog fish and of the John Dory. Sixteenth ann. Rep. Fish. Board of Scotland.* ***1898.***

Fusari, R. *Sur les premières phases de développement des Téléostéens. Arch. ital. Biol. T. XVIII. p. 204—239.* ***1892.***

Fülleborn, F. *Bericht über eine zur Untersuchung der Entwickelung von Amia, Lepidosteus und Necturus unternommene Reise nach Nordamerika. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Jahrg. 1894. Bd. II. p. 1057—1070.* ***1894.***

Gasco, F. *Gli amori del Tritone alpestre. Ann. Mus. civico Stor. nat. di Genova. Vol. X. p. 1—58.* ***1880a.***

— *Intorno alla storia dello sviluppo del Tritone alpestre (***Triton alpestris** *Laur.). Ebenda. p. 83—147. 4 Taf.* ***1880b.***

— *Les amours des Axolotls. Zool. Anz. Bd. IV. p. 313—316. 328—334.* ***1881.***

Gerbe, M. Z. *Recherches sur la segmentation de la cicatricule et la formation des produits adventifs de l'œuf des Plagioostomes et particulièrement des Raies. Journ. Anat. et Phys. T. VIII. p. 609—616. 3 Taf.* ***1872.***

Giacomini, E. *Ueber die Entwickelung von Seps chalcides. Anat. Anz. Bd. VI. p. 548—551 (auch Monitore zoologico italiano. Anno II).* ***1891.***

Golovine, E. *Sur le périblaste des poissons osseux. Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg. Sér. 5. T. IX. p. 345—368.* ***1898.***

Göldi, E. A. *Ueber die Entwickelung von Siphonops annulatus. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. XII. p. 170—173. 1 Taf.* ***1899.***

Grönroos, H. *Ueber die Eifurchung bei den Tritonen. Diss. inaug. Helsingfors* ***1890.***

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Erdsalamanders (Salamandra maculosa Laur.). I. Fortpflanzung, Ovarialei, Furchung, Blastula. Anat. Hefte. Abt. I. Bd. VI. p. 155—242. 4 Taf. u. 3 Textfig.* ***1895.***

— *Zur Frage nach der Homologie und dem sogenannten Anachronismus der Furchungssysteme bei der Eifurchung. Helsingfors* ***1899.***

Gurwitsch, A. *Ueber die Einwirkung des Lithionchlorids auf die Entwickelung der Frosch- und Kröteneier. Anat. Anz. Bd. XI.* ***1895.***

— *Ueber die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwickelung. Versuche an Frosch- und Kröteneier. Arch. Entw.-Mech. Bd. III.* ***1896.***

Haacke, W. *Meine Entdeckung des Eierlegens der Echidna hystrix. Zool. Anz. Bd. VII. p. 647—653.* ***1884.***

Harper, E. H. *Fertilisation in the Pigeon's egg. Science N. S. Vol. XV. No. 379. p. 526—527.* ***1902.***

Henneguy, L. F. *Recherches sur la vitalité des spermatozoides de la Truite. C. R. Acad. sc. Paris* **1877.**

— *Notes sur quelques faits relatifs aux premiers phénomènes du développement des Poissons osseux. Bull. Soc. philomat. Paris* **1880.**

— *Formation du germe dans l'œuf des Poissons osseux. Bull. Soc. Biol.* **1880.**

— *Formation des cellules embryonnaires dans le parablaste des Poissons osseux. Ebenda.* **1882.**

Herfort, Karl. *Der Reifungsprozeſs im Ei von Petromyzon fluviatilis. Anat. Anz. Bd. VIII. p. 721.* **1893.**

— *Die Konjugation der Vorkerne und die erste Furchungsspindel im Ei von Petromyzon fluviatilis. Ebenda. Bd. XVI. p. 369—376.* **1899.**

— *Die Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon fluviatilis. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII. p. 54—95. 3 Taf.* **1901.**

Herlitzka, A. *Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell'uovo di tritone (Triton cristatus). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II. p. 352.* **1895.**

— *Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uovo di tritone (Molge cristata). Ebenda. Bd. IV. p. 624.* **1897.**

Hertwig, O. *Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* **1892.**

— *1) Experimentelle Untersuchungen über die ersten Teilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zur Organbildung des Embryo. Sitz.-Ber. Akad. Berlin.* **1893.** *p. 385—392.*

— *2) Ueber den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.* **1893.**

— *Ueber den Einfluſs äuſserer Bedingungen auf die Entwickelung des Froscheies. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin* **1894.**

— *Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwickelungsgeschichte. Die Entwickelung des Froscheies unter dem Einfluſs schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. p. 285—344. 3 Taf.* **1895.**

— *Ueber den Einfluſs verschiedener Temperaturen auf die Entwickelung der Froscheier. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.* **1896.**

— *Ueber einige am befruchteten Froschei durch Centrifugalkraft hervorgerufene Mechanomorphosen. Ebenda. p. 14—18.* **1897.**

— *Ueber den Einfluſs der Temperatur auf die Entwickelung von Rana fusca und Rana esculenta. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI. p. 319—381. 1 Taf.* **1898.**

— *Ueber einige durch Centrifugalkraft in der Entwickelung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Ebenda. Bd. LIII. p. 415—444. 2 Taf.* **1898.**

His, W. *Untersuchungen über das Ei und die Entwickelung bei Knochenfischen. 54 pp. 4 Taf. Leipzig.* **1873.**

— *Untersuchungen über die Entwickelung von Knochenfischen, besonders über diejenige der Salmen. Zeitschr. f. Anat. u. Entw. Bd. I. p. 1—40. 2 Taf.* **1875.**

— *Ueber den Keimhof und den Periblast der Selachier. Arch. f. Anat. u. Entw.* **1897.**

— *Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Eine histogenetische Studie. Abh. math.-phys. Kl. Sächs. Akad. Leipzig. Bd. XXVI. p. 173—328.* **1900.**

— *Ueber Zellen- und Syncytienbildung, Studien am Salmonidenkeim. Abh. K. Sächs. Gesellsch. Wissensch. Bd.* **XXIV. 1898.**

— *Protoplasmastudien am Salmonidenkeim. Ebenda. Bd. XXVIII. p. 159—218. 3 Taf.* **1899.**

Hoffmann, C. K. *Ueber den Ursprung und die Bedeutung der sogenannten „freien" Kerne in dem Nahrungsdotter bei Knochenfischen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLVI. p. 517—548. 1 Taf.* **1888.**

Holl, M. *Ueber die Reifung der Eizelle des Huhnes. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Bd. XCIX. Abt. III. p. 311. 1 Taf.* **1891.**

— *Ueber die Reifung der Eizelle bei den Säugetieren. Ebenda. Bd. CII Abt. III. p. 249—309.* **1894.**

Houssay, Frédéric. *Études d'embryologie sur les vertébrés. Arch. Zool. expér. génér. Sér. 2. T. VIII. p. 143—244. 5 Taf.*

Hubrecht, A. A. W. *Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes. Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. Ser. 2. Bd. IV. No. 5. 4 Taf.* **1895.**

— *Furchung und Keimblattbildung bei Tarsius spectrum. Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. Bd. VIII. No. 6.* **1902.**

Ikeda, Sakuyiro. *Contributions to the embryology of Amphibia. The mode of blastopore closure and the position of the embryonic body. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. Vol. XVII. Heft 2.* **1902.**

Iwakawa. *The genesis of the egg in Triton. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXII.* **1882.**

Janosik, J. *Partielle Furchung bei den Knochenfischen. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIV. p. 472—474.* **1884.**

Jordan, J. O. *The spermatophores of Diemyctylus. Journ. Morph. Vol. V. p. 263.* **1891.**

Jordan, J. O., and Eycleshymer, A. C. *On the cleavage of Amphibian Ova. Journ. Morph. Bd. IX. p. 407—415. 1 Taf.* **1894.** *(Auch Anat. Anz. Bd. VII.)*

Kastschenko, N. *Zur Frage über die Herkunft der Dotterkerne im Selachierei. Anat. Anz. Jahrg. III. p. 253—257. 1 Taf.* **1888.**

— *Ueber den Reifungsprozeß des Selachiereies. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. L.* **1890.**

Kathariner, L. *Ueber die bedingte Unabhängigkeit der Entwickelung des polar differenzierten Eies von der Schwerkraft. Arch. Entw.-Mech. Bd. XII. p. 597—609.* **1901.**

— *Weitere Versuche über die Selbstdifferenzierung des Froscheies. Ebenda. Bd. XIV. p. 290—299.* **1902.**

Keibel, F. *Zur Entwickelungsgeschichte des Igels (Erinaceus europaeus). Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz. Bd. III. p. 631—637.* **1888.**

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Rehes. Verh. Anat. Ges. p. 64.* **1899.**

— *Frühe Entwickelungsstadien des Rehes und die Gastrulation der Säugetiere. Ebenda. p. 184.* **1901.**

— *Die Entwickelung des Rehes bis zur Anlage des Mesoblasts. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. Jahrg. 1902. p. 292—314. 2 Taf.* **1902.**

— *Bemerkungen zu Roux's Aufsatz: Das Nichtnötigsein der Schwerkraft für die Entwickelung des Froscheies. Anat. Anz. Bd. XXI. p. 581—591.* **1902.**

Kerr, Graham J. *The Development of Lepidosiren paradoxa. Part II. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XLV. 40 pp. 4 Taf.* **1902.**

King, Helen Dean. *The maturation and fertilisation of the egg of Bufo lentiginosus. Journ. Morph. Vol. XVII. p. 293—350. 4 Taf.* **1901.**

— *Preliminary Note on the formation of the first polar spindle in the egg of Bufo lentiginosus. Anat. Anz. Bd. XXI. p. 414—417.* **1902.**

Kionka, H. *Die Furchung des Hühnereies. Anat. Hefte. Bd. III. Heft 10. p. 428—442.* **1894.**

Klein, E. *Researches on the First Stages of Development of the common Trout. Monthly micr. Journ.* **1872.**

— *Observations on the Early Development of the Common Trout (Salmo fario). Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XVI. p. 112—131. 1 Taf.* **1876.**

Kopsch, Fr. *Ueber das Verhältnis der embryonalen Achsen zu den drei ersten Furchungsebenen beim Frosche. Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVII.* **1900.**

— *Die Entstehung des Dottersackentoblasts und die Furchung bei Belone acus. Ebenda. Bd. XVIII. p. 1—85.* **1901.**

— *Art, Ort und Zeit der Entstehung des Dottersackentoblasts bei verschiedenen Knochenfischarten. Ebenda. Bd. XX.* **1902.**

Kohlbrugge. *Die Entwickelung des Eies vom Primordialstadium bis zur Befruchtung. Arch. mikr. Anat. Bd. XLVIII. p. 376—411. 3 Taf.* **1901.**

Kupffer. *Die Entwickelung des Herings im Ei. Jahresber. d. Komm. z. wissensch. Unters. der deutschen Meere in Kiel. p. 175—226. 4 Taf.* **1878.**

— *Die Entstehuug der Allantois und der Gastrula der Wirbeltiere. Zool. Anz. Bd. II. p. 520, 593, 612.*

— *Ueber aktive Beteiligung des Dotters am Befruchtungsakt bei Bufo variabilis und vulgaris. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. München. Math.-phys. Kl. Bd. XII. p. 608—618.* **1882.**

— *Die Befruchtung des Forelleneies. Bayerische Fischereiztg.* **1886.**

Kupffer, C., und Benecke, B. *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Herrn Theodor Schwann als Festschrift gewidmet von der medizinischen Fakultät in Königsberg i. P.* **1878.**

— — *Die ersten Entwickelungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg* **1878.**

Lebrun, H. *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. Cinquième mémoire. Les cinèses sexuelles chez les Anoures. T. XIX. Heft 2. Sixième mémoire. Les cinèses sexuelles chez Diemyctylus torosus. La Cellule. T. XX. Heft 1.* **1901.**

Lereboullet, M. *Nouvelles recherches sur la formation des premières cellules embryonnaires. Annal. Sc. nat. Zool. Sér. 5. T. II.* **1864.**

List, J. H. *Zur Herkunft des Periblastes bei Knochenfischen (Labriden). Biolog. Centralbl. Bd. VIII. p. 81—88.* **1887.**

Loewenfeld, Nat. *Zur Kenntnis des Keimfleckes im Urei einiger Säugetiere. Anat. Anz. Bd. III. p. 363—373.* **1888.**

Loyez, Marie. *Sur les transformations de la vésicule germinative chez les Sauriens. C. R. Acad. Sc. Paris. T. CXXXIII. p. 1025—1026.* **1901.**

Lubosch, W. *Ueber die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Jen. Zeitschr. Bd. XXX. p. 217—296. 5 Taf.* **1902.**

Mac Clure, F. W. *Notes on the early stages of segmentation in Petromyzon marinus L. (americanus Le S.). Zool. Anz. Bd. XVI. p. 367—368, 373—376.* **1893.**

Mac Intosh, W. C., and Prince, E. G. *On the development and life histories of the Teleostean food and other fishes. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. XXXV. p. 665—946. 27 Taf.* **1890.**

Massart, J. *Sur la pénétration des spermatozoides dans l'œuf de la grénouille. Bull. Acad. Roy. Belg. Ser. III. Vol. XVIII.* **1889.**

Mehnert, E. *Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. Morph. Arb. Bd. I.* **1891.**

v. Mehely, L. *Beiträge zur Kenntnis der Engystomatiden von Neu-Guinea. Természetragsi Füzetek. Bd. XXIV. p. 169—272. mit 9 Taf.* **1901.**

Michaelis, L. *Die Befruchtung des Tritoneies. Arch. mikr. Anat. Bd. XLVIII. p. 523—544. 18 Textfig.* **1897.**

— *Zur Richtungsbestimmung der ersten Furche des Eies. Inaug.-Diss. Berlin* **1897.**

Milnes Marshall, A. *On the mode of oviposition of Amphioxus. Journ. Anat. Vol. X. p. 502—505.* **1876.**

Minot, Charles Sedgwick. *Segmentation of the ovum with especial reference to the mammalia. Amer. Naturalist. Vol. XXIII. p. 463—481.* **1889.**

Moquin Tandon, G. *Recherches sur les premières phases du développement des Batraciens Anoures. Ann. Sc. nat. Zool. Sér. 6. T. III. Art. 2. 50 pp. 2 Taf.* **1876.**

Morgan, H. *Experimental studies on the Teleost eggs. (Preliminary communication.) Anat. Anz. Bd. VIII. p. 803.* **1893.**

— *The Formation of the embryo of the frog. Ebenda. Bd. IX. p. 697.* **1894.**

— *The Formation of the fish embryo. Journ. Morph. Bd. X. p. 419—472.* **1895.**

— *Half embryos and whole-embryos from one of the first two blastomeres of the frog's egg. Anat. Anz. Bd. X. p. 623.* **1895.**

— *The number of cells in larvae from isolated blastomeres of Amphioxus. Arch. Entw.-Mech. Bd. III.* **1896.**

— *The development of the frog's egg. An introduction to experimental embryology. New York* **1897.**

— *The dispensibility of gravity in the development of the toad's egg. Anat. Anz. Bd. XXI. p. 313—316.* **1902.**

Morgan, T. H., and Tsuda Umé. *The orientation of the frog's egg. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXV.* **1893.**

Moszkowski, Max. *Ueber die Wirkung der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung des bilateral symmetrischen Aufbaues des Froscheies. Arch. mikr. Anat. Bd. LX. p. 17—65.* **1902.**

— *Zur Analysis der Schwerkraftwirkung auf die Entwickelung des Froscheies. Ebenda. Bd. LXI. p. 348—390. 1 Taf.* **1902.**

Müller, Aug. *Ueber die Befruchtungserscheinungen im Ei der Neunaugen. Ber. Phys.-ökonom. Ges. Königsberg. Jahrg. 1863. p. 109—119.* **1864.**

Newport, George. *On the impregnation of the ovum in Amphibia. a) Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. CXLI. Part 1. p. 169—243.* **1851;** *b) ebenda Vol. CXLIII. Part 2. p. 233—291.* **1853;** *c) ebenda* **1854.**

Nicolas, A. *Contributions à l'étude de la segmentation des Reptiles. Volume jubilaire du cinquantenaire Soc. Biol. de Paris. p. 323—332.* **1899.**

— *Recherches sur l'embryologie des Reptiles. Arch. Anat. micr. T. III. p. 457—489. 1 Taf.* **1900.**

— *Contributions à l'étude de la fécondation, chez l'orvet (anguis fragilis). XIII. Congr. intern. de méd. Paris 1900. Section d'histol. et d'embryol. p. 25.* **1900.**

Nussbaum, M. *Zur Mechanik der Eiablage bei Rana fusca. Arch. mikr. Anat. I. Mitt. Bd. XXXVI. p. 479; II. Mitt. Bd. XLVIII. p. 545.* **1897.**

Oellacher, Jos. *Untersuchung über die Furchung und Blätterbildung im Hühnerei. Stricker's Studien a. d. Instit. f. exper. Pathol. in Wien. Bd. I. p. 54—73. 1 Taf.* **1870.**

— *Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbeltierei. Arch. mikr. Anat. Bd. VIII. p. 1—27.* **1871.**

Oppel. A. *Die Befruchtung des Reptilieneies. Anat. Anz. Bd. VI. p. 536—544.* **1891.**

— *Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX. p. 215—290. 4 Taf.* **1892.**

Pagenstecher, Alexander. *Ueber die Begattung von Vesperugo pipistrellus. Verh. Naturh.-med. Ver. Heidelberg. Bd. I. p. 194.* **1859.**

Pflüger, E. *Ueber den Einfluſs der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryos. Arch. ges. Phys. Bd. XXXI. Bd. XXXII.* **1883.**

— *Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zellteilung. Ebenda. Bd. XXXIV.* **1884.**

Plate, L. *Ueber die Eier von Bdellostoma bischoffii. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde zu Berlin.* **1896.**

Prévost et **Dumas**. *Deuxième mémoire sur la génération. Rapport de l'œuf avec la liqueur fécondante. Phénomènes appréciables, résultants de leur action mutuelle. Développement de l'œuf des Batraciens. Ann. Scienc. nat. T. II. p. 100—121, 129—149.* **1824.**

Rabl, H. *Die ersten Wachstumserscheinungen in den Eiern von Säugetieren. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. CVI. Abt. III. p. 107—112.* **1897.**

— *Zur Kenntnis der Richtungsspindeln in degenerierenden Säugetiereiern. Ebenda. p. 95—106. 1 Taf.* **1897.**

— *Mehrkernige Eizellen und mehreiige Follikel. Arch. mikr. Anat. Bd. LIV. p. 421—440. 1 Taf.* **1899.**

Raffaele, F. *Le uova galleggianti e le larve dei Teleostei nel Golfo di Napoli. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. VIII.* **1888.**

— *Osservazioni intorno al sincizio perilecitico delle uova dei Teleostei. Bollet. Soc. Natur. Napoli. Vol. XII. p. 33—69. 1 Taf.* **1898.**

Rauber, A. *Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwickelungsplan. Leipzig* **1876.**

— *Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. Morph. Jahrb. Bd. VIII. p. 233—338. 4 Taf.* **1883.**

— *Furchung und Achsenbildung bei Wirbeltieren. Zool. Anz. Bd. VI.* **1883.**

Reichert, K. B. *Der Faltenkranz an den beiden ersten Furchungskugeln des Froschdotters und seine Bedeutung für die Lehre von den Zellen. Arch. Anat. Phys.* **1861.**

Reighard, Jacob. *The ripe eggs and the spermatozoa of the wall-eyed Pike and their history until segmentation begins. Tenth biennial Report of the State Board of Fish Commissioners Michigan. Lansing* **1893.**

Rein, G. *Beiträge zur Kenntnis der Reifungserscheinungen und Befruchtungsvorgänge am Säugetierei. Arch. mikr. Anat. Bd. XXII. p. 233—270. 1 Taf.* **1883.**

Reinhard, W. *Die Bedeutung des Periblasts und der Kupffer'schen Blase in der Entwickelung der Knochenfische. Arch. mikr. Anat. Bd. LII. p. 793—820. 2 Taf.* **1898.**

Rieneck. *Ueber die Schichtung des Forellenkeims. Arch. mikr. Anat. Bd. V. p. 356—366. 1 Taf.* **1869.**

Robin. *Observations sur la fécondation des Urodèles. Journ. Anat. Phys. Bd. X. p. 382.* **1874.**

Robin, A. *Sur l'époque de l'accouplement des chauves-souris. Bull. Soc. philom. Sér. 7. T. IV. p. 88.* **1881.** *(Citiert nach Duval.)*

Rollinat et **Trouessart.** *Sur la reproduction des Chiroptères. C. R. Soc. d. Biol. p. 53.* **1895.**

Rossi, Umberto. *Contributo alla maturazione delle uova degli Anfibi. Anat. Anz. Bd. V.* **1890.**

— *Il nucleo nelle uova dello Spelerpes fuscus e Geotriton fuscus. Sperimentale. Marzo* **1890.**

— *L'oolisi dello Spelerpes fuscus. Sperimentale. Novembre* **1892.**

— *Contributo allo studio della maturazione e della distruzione delle uova degli Anfibi (Salamandrina perspicillata e Geotriton fuscus). Pubbl. R. Istit. di studi super. in Firenze. Istit. anatomico.* **1895.**

Roux, W. *Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryos. Leipzig* **1883.**

— *Ueber die Entwickelung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Breslauer ärztl. Zeitschr.* **1884.**

— *Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryos im Ei und über die erste Teilung des Froscheies. Ebenda.* **1885.**

— *Zur Orientierung über einige Probleme der embryologischen Entwickelung. Zeitschr. Biol.* **1885.**

— *Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryos durch die Kopulationsrichtung des Eikernes und des Spermakernes. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIX.* **1887.**

— *Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen, sowie über die Nachentwickelung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchow's Arch. Bd. CXIV.* **1888a.**

— *Ueber die Lagerung des Materiales des Medullarrohres im gefurchten Froschei. Verh. Anat. Ges. Würzburg. Bd. III.* **1888b.**

— *Zur Frage der Achsenbestimmung des Embryos im Froschei. Biol. Centralbl. Bd. VIII. p. 399—413.* **1889.**

— *Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwickelungshypothesen. Anat. Hefte. Bd. II.* **1892.**

— *Ueber das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verh. Anat. Ges. Vers. zu Wien. p. 22—60.* **1892.**

— *Ueber die ersten Teilungen des Froscheies und ihrer Beziehungen zur Organbildung des Embryos. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**

Roux, W. *Ueber die Specifikation der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. Biol. Centralbl. Bd. XIII.* **1893.**
— *Die Methoden zur Hervorbringung halber Froschembryonen und zum Nachweise der Beziehung der ersten Furchungsebenen des Froscheies zur Medianebene des Embryos. Anat. Anz. Bd. IX. p. 248—281.* **1894.**
— *Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Leipzig* **1895,**
— *Ueber die verschiedene Entwickelung isolierter erster Blastomeren. Arch. Entw.-Mech. Bd. I. p. 596.* **1895.**
— *Bemerkungen zu O. Schultze's neuen Rotationsversuchen an Froscheiern. Arch. Entw.-Mech. Bd. V.* **1897.**
— *Bemerkungen zu O. Schultze's Arbeit: Ueber die Notwendigkeit der freien Entwickelung des Embryos, sowie der „normalen Gravitationswirkung" zur Entwickelung. Ebenda. Bd. IX. p. 479—493.* **1900.**
— *Berichtigung zu O. Schultze's Arbeit: Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlaufe der Entwickelung. Ebenda. p. 494—499.* **1900.**
— *Berichtigung zu O. Schultze's jüngstem Aufsatze: Ueber die Bedeutung der Schwerkraft für die Entwickelung des tierischen Embryos und anderes. Ebenda. Bd. X. p. 244—255.* **1900.**
— *Das Nichtnötigsein der Schwerkraft für die Entwickelung des Froscheies. Ebenda. Bd. XIV. p. 300—304.* **1902.**
— *Bemerkungen über die Achsenbestimmung des Froschembryos und die Gastrulation des Froscheies. Ebendas. Bd. XIV. p. 600—624.* **1902.**
Rückert, J. *Zur Keimblattbildung bei Selachiern. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Phys. München. Bd. I. p. 47—104.* **1885.**
— *Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. IV. p. 353—374. 1 Taf.* **1889.**
— *Ueber die Entstehung der Parablast- oder Dotterkerne bei Elasmobranchiern. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Phys. Bd. V.* **1890.**
— *Ueber die Befruchtung bei Elasmobranchiern. Verh. Anat. Ges.* **1891 a.**
— *Zur Befruchtung des Selachiereies. Anat. Anz. Bd. VI. p. 308—322.* **1891 b.**
— *Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbeltiereiern. Anat. Anz. Bd. VII. p. 320—333.* **1892 a.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Ebenda Bd. VII. p. 107 158.* **1892 b.**
— *Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Ebenda. Bd. VIII. p. 44—52.* **1893.**
— *Die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier. Festschrift für Kupffer. p. 581—704. 9 Taf.* **1899.**
Ryder, John A. *Development of the spanish mackerel (Cybium maculatum). Bull. Unit. States Fish Comm. Vol. I. p. 135—172. 4 Taf.* **1882.**
— *On the nuclear cleavage figures developed during the segmentation of the germinal disc of the egg of the salmon. Bull. Unit. S. Fish Commission. p. 379—381.* **1881.**
Samassa, P. *Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Wirbeltieren. Verh. Deutsch. zool. Gesellsch.* **1895.**
— *Studien über den Einfluſs des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. I. Selachier. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II. p. 128—168. 3 Taf.* **1895.**
— *Studien etc. III. Teleostier. Ebenda. Bd. III. p. 191—218. 2 Taf.* **1896.**
— *Studien etc. IV. Amphioxus. Ebenda. p. 1—33. 3 Taf.* **1898.**
Sampson, Lilian V. *Unusual modes of breeding and development among Anura. Amer. Naturalist. Vol. XXXIV. p. 687—715.* **1900.**
Sarasin, C. F. *Reifung und Furchung des Reptilieneies. Inaug.-Diss. Würzburg. Wiesbaden* **1883.**
Schultz, A. *Zur Entwickelungsgeschichte des Selachiereies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. p. 569—582. 1 Taf.* **1875.**
— *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Knorpelfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. p. 465—478. 1 Taf.* **1876.**
Schultze, Max. *Ueber den Bau der Gallertscheibe der Medusen und über die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Sitzungsber. Naturf. Ges. zu Halle. Bd. III.* **1855.**
— *Observationes nonnullae de ovorum ranarum segmentatione, quae „Furchungsprozeſs" dicitur. 17 pp. 2 Taf. Bonn* **1863.**
Schultze, Oscar. *Ueber Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Anat. Anz. Bd. I. p. 149—152.* **1886.**
— *Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. wissensch. Zool. Bd. XLV. p. 177—226. 3 Taf.* **1887.**

Schultze, Oscar. *Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches. Festschr. Albert v. Kölliker zur Feier seines 70. Geburtstages gewidmet von seinen Schülern. p. 265—280. Leipzig.* **1887.**
— *Ueber Achsenbestimmung des Froschembryo. Biol. Centralbl. Bd. VII. p. 577—588.* **1888.**
— *Ueber die unbedingte Abhängigkeit normaler tierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Verh. d. Anat. Gesellsch. p. 117—132.* **1894.**
— *Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. I. p. 269—305.* **1894.**
— *Ueber die Bedeutung der Schwerkraft für die organische Gestaltung. Verhandl. Phys.-med. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. XXVIII. p. 23—44.* **1894.**
— *Ueber die Einwirkung niederer Temperaturen auf die Entwickelung des Frosches. Anat. Anz. Bd. X. p. 291.* **1894.**
— *Die Notwendigkeit der richtenden Wirkung der Schwerkraft für die Entwickelung des Froscheies. Sitz.-Ber. phys. med. Ges. Würzburg.* **1897.**
— *Ueber die Einwirkung niederer Temperatur auf die Entwickelung des Frosches. Anat. Anz. Bd. XVI,* **1899.**
— *Die bilaterale Symmetrie des Amphibieneies. Verh. Anat. Ges. p. 23.* **1899a.**
— *Ueber die Notwendigkeit der freien Entwickelung des Embryos. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV. p. 202—203.* **1899b.**
— *Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwickelung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV. p. 171—201. 2 Taf.* **1899c.**
— *Zur Frage von der Bedeutung der Schwerkraft für die Entwickelung des tierischen Embryos. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. p. 309—334.* **1900.**
Selenka, Emil. *Ueber die Entwickelung des Opossum (Didelphys virginiana). Biolog. Centralbl. Bd. V. p. 1.* **1885.**
Sobotta, J. *Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV.* **1895.**
— *Die Befruchtung des Eies vom Amphioxus lanceolatus. Anat. Anz. Bd. IX.* **1895.**
— *Zur Entwickelung von Belone acus. Verh. Anat. Gesellsch. Berlin.* **1896.**
— *Die Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. p. 15—71. 4 Taf.* **1897*.**
— *Die Furchung des Wirbeltiereies. Ergebnisse Anat. und Entwickelungsgesch. Bd. VI. p. 493—593. 38 Abbild.* **1897†.**
— *Ueber die Bedeutung der mitotischen Figuren in den Eierstockseiern der Säugetiere. Ein Beitrag zur Kenntnis der ersten Richtungsspindel der Säugetiere. Festschr. Phys.-med. Gesellsch. Würzburg. p. 187—192. 1 Taf.*
— *Ueber den Uebergang des befruchteten Eies der Maus aus dem Eileiter in den Uterus, die ersten Veränderungen des Eies in der Gebärmutter und seine Beziehungen zur Uteruswand. Sitzungsber. Phys.-med. Ges. Würzburg. p. 23—27.* **1901.**
— *Die Entwickelung des Eies der Maus vom Schlusse der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amniosfalten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXI. p. 274—330. 2 Taf.* **1902.**
Spemann, Hans. *Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen. Sitzungsber. Phys.-med. Ges. Würzburg.* **1901.**
— *Entwickelungsphysiologische Studien am Tritonei. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. p. 224—264. 1 Taf.* **1901.**
— *Entwickelungsphysiologische Studien etc. II. Ebenda. Bd. XV. p. 448—534. mit 5 Taf.* **1902.**
Spuler, A. *Ueber die Teilungserscheinungen der Eizellen in degenerierenden Follikeln des Säugerovariums. Anat. Hefte. Bd. XVI. p. 85—115. 1 Taf.* **1901.**
Strahl, H. *Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechse. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLV. p. 288—307. 1 Taf.* **1887.**
— *und* **Krautstrunk, T.** *Ueber frische Entwickelungsstadien von Lacerta vivipara. Anat. Hefte Bd. XVIII. p. 551.* **1902.**
Stricker, S. *Untersuchungen über die Entwickelung der Bachforelle. Sitzungsber. math. nat. Kl. Akad. Wiss. Wien. Bd. LI. Abt. II. p. 546—554.* **1865.**
Van der Stricht, O. *La maturation et la fécondation de l'œuf d'Amphioxus lanceolatus. Bull. Acad. roy. de Belgique. Sér. 3. T. XXX. p. 539—570.* **1895.**
— *La maturation etc. Arch. biol. T. XIV. p. 469—495. 2 Taf.* **1896.**
Tafani, A. *La fecondazione e la segmentazione studiate nelle uova dei Topi.* **1888.**
— *I primi momenti dello sviluppo dei Mammiferi. R. C. Acad. Lincei. Vol. V. p. 119—125.* **1889.**
— *I primi momenti dello sviluppo dei Mammiferi. Pubbl. R. Istit. Stud. sup. Firenze. Sezione di medicina. Vol. I. Heft 13.* **1889.**
Todaro, Franc. *Sulla struttura, la maturazione e la fecondazione dell'ovo della Seps chalcides. Atti Accad. Lincei Rendic. Vol. VII. Sem. 2. p. 445—449.* **1891.**

Todaro, Franc. *Sopra lo sviluppo della Seps chalcides. Ricerche Lab. Anat. Roma. Vol. III. p. 87—103. 4 Taf.* **1893.**

— *Beobachtungen und Betrachtungen über die Furchung des Eies und die Bildung der Keimblätter bei Seps chalcides. Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre. Bd. XV. p. 520—534.* **1895.** *(Auch Mitteil. XI. intern. med. Kongress Rom.)*

Tonkoff, W. *Experimentelle Erzeugung von Doppelbildungen bei Triton. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin.* **1900.**

Vay, Fr. *Zur Segmentation von Tropidonotus natrix. Anat. Hefte. Bd. II. Heft 4.* **1893.**

Virchow, Hans. *Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL. p. 39—101 und Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. Suppl. p. 161—206.* **1892.**

— *Dotterzellen und Dotterfurchung bei Wirbeltieren. Verhandl. Anat. Gesellsch. p. 209—220.* **1892.**

— *Dottersyncytium und Keimhautrand der Salmoniden. Ebenda. p. 66—77.* **1894.**

— *Embryologische und angiologische Erfahrungen über nordamerikanische Wirbeltiere. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin. p. 33—44.* **1894.**

— *Ueber den Keimhautrand der Salmoniden. Verhandl. Anat. Ges. p. 201—218.* **1895.**

— *Furchungsbilder von Amia calva. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin. p. 31—42.* **1896.**

— *Unterschiede im Syncytium der Selachier nach Ort, Zeit und Genus. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde Berlin. p. 91—110.* **1897.**

Vogt, C. *Recherches sur l'embryogénie des chauves-souris. Assoc. franç. p. l'avanc. des siences Congrès d'Alger. p. 655.* **1881.**

Weil, C. *Beiträge zur Kenntnis der Befruchtung und Entwickelung des Kanincheneies. Medizinische Jahrbücher. p. 18—29.* **1873.**

Wetzel, G. *Ueber die Bedeutung der cirkulären Furche in der Entwickelung der Schultze'schen Doppelbildungen von Rana fusca. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLVI. p. 654.* **1896.**

— *Beitrag zum Studium der Doppelmißbildungen von Rana fusca. Inaug.-Diss. Berlin* **1896.**

— *Zwei abnorm gebildete Eier von Tropidonotus natrix. Anat. Anz. Bd. XVIII. p. 425—441.* **1900.**

Wiedersheim, R. *Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biolog. Centralbl. Bd. XX. p. 304—316 u. 321—342.* **1900.**

Whitman, C. O., *und* **Eycleshymer,** *A. C. The egg of Amia and its cleavage. Journ. Morph. Bost. Vol. XII. p. 309—354. 2 Taf.*

Wilson, E. B. *Amphioxus and the mosaic theory of development. Journ. Morph. Bost. Vol. VIII. p. 579—638. 9 Taf.* **1893** *(auch Anat. Anz. Bd. VII).*

Wilson, Charles B. *The Wrinkling of Frog's eggs during segmentation. The Amer. Natural. Vol. XXX. p. 761—773.* **1896.**

— *Experiments on the early development of the Amphibian embryo under the influence of Ringer and salt solutions. Arch. Entw.-Mech. Bd. V.* **1897.**

Winiwarter, H. v. *Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Arch. biol. T. XVII. p. 33—199. 6 Taf.* **1900.**

Zeller, E. *Ueber die Befruchtung bei den Urodelen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLI. p. 583—601.* **1889.**

Ziegler, H. E. *Die embryonale Entwickelung von Salmo salar. Inaug.-Dissert. Freiburg* **1882.**

— *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXX. p. 596—665. 3 Taf.* **1887.**

— *Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter. Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg. Bd. VIII. p. 192—209.* **1894.**

— *Die Entstehung des Periblastes bei den Knochenfischen. Anat. Anz. Bd. XII. p. 353—370.* **1896.**

Ziegler, Curt. *Zur Postgenerationsfrage. Anat. Hefte. Abt. I. Heft 61. p. 1—57. 14 Textfig.* **1902.**

Drittes Kapitel.

Die Lehre von den Keimblättern.

Von

Professor **Oscar Hertwig**[1]).

Geschichte der Blättertheorie und einige einleitende Betrachtungen.

Eines der wichtigsten Kapitel in der Entwickelungsgeschichte ist die Lehre von den Keimblättern. Darunter versteht man die erste Anordnung der durch den Furchungsprozeß gebildeten Embryonalzellen in einzelne Schichten, aus welchen dann weiter nach bestimmten Gesetzen alle Organe und Gewebe ihren Ursprung nehmen. Die tierischen Fundamentalorgane hat daher C. E. v. BAER die Keimblätter mit Recht genannt. Ihre Erforschung in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere und die Vergleichung und Deutung der oft sehr abweichenden Befunde ist mit nicht geringen Schwierigkeiten verknüpft. Eine nicht nur an Umfang, sondern auch an Widersprüchen sehr reiche Litteratur ist entstanden. Bis zur Gegenwart weichen die Urteile der Embryologen noch in den wichtigsten Fragen auseinander. Doch wird auch hier endlich Licht in die bestehenden Differenzen durch die vergleichende Entwickelungslehre gebracht werden, welche bisher schon ihre schönsten Erfolge auf diesem Gebiet erzielt hat.

Da die Blättertheorie für das Verständnis der tierischen Formbildung von der weittragendsten Bedeutung ist und der Zellentheorie als ebenbürtig zur Seite gestellt werden kann, gehe ich gleich zu Anfang auf ihre Geschichte näher ein, werde aber hierbei nur die allgemeinen Umrisse entwerfen und speciellere Fragen den Abschnitten über die Keimblattbildung in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere vorbehalten.

---

1) Da das Manuskript schon ein Jahr vor Beginn der Drucklegung abgeschlossen war, sind einige Nachträge mit Rücksicht auf mehrere neu erschienene Untersuchungen notwendig geworden und als Nebentext an verschiedenen Stellen eingeschoben worden.

Bezüglich der zitierten Litteratur ist zu bemerken, daß Schriften, die in der allgemeinen Litteraturübersicht (p. 71—85) aufgeführt sind, im Citat kenntlich gemacht sind durch die Buchstaben A. L. I, A. L. II, A. L. III, dagegen die am Schluß des Kapitels III zusammengestellten Schriften durch die Buchstaben L. K. III.

Die Begründung der Blättertheorie ist an die berühmtesten Namen auf dem Gebiete der Entwickelungsgeschichte geknüpft, an Caspar Friedr. Wolff, Pander, C. E. v. Baer. — Wolff (A. L. I 1768 und 1812), der Entdecker der Metamorphose der Pflanze, zeigte in seiner ausgezeichneten Abhandlung über die Bildung des Darmkanals im bebrüteten Hühnchen, daß der Darm anfänglich als ein blattförmiges Gebilde auf der Dotterkugel angelegt wird, daß dieses sich darauf zu einer Halbrinne einkrümmt und endlich zu einem Rohr umgestaltet. Er sprach die Vermutung aus, daß in ähnlicher Weise die übrigen Organsysteme entstehen möchten. (Vergl. hierüber auch die historische Einleitung p. 30 und 31.)

An Wolff anknüpfend, haben dann in unserem Jahrhundert Pander und C. E. v. Baer unter Anregung und Leitung ihres berühmten Lehrers Döllinger die Keimblattlehre weiter ausgebaut (S. p. 38—40). Pander (A. L. I 1817) unterschied am Hühnerei zu Anfang der Bebrütung 2 dünne, voneinander trennbare Lamellen als seröses Blatt und als Schleimblatt und war der erste, welcher klar erkannte, daß die Keimblätter „durch den einfachen Mechanismus des Faltens den Leib und die Eingeweide des Tieres bilden“. C. E. v. Baer (A. L. I 1828), die Forschungen Pander's fortsetzend, unterschied das seröse und das Schleimblatt als animales und als vegetatives; er ließ jedes sich später in 2 Schichten spalten, das erstere in Hautschicht und Fleischschicht, das vegetative in Schleimschicht und in Gefäßschicht, so daß jetzt 4 sekundäre Keimblätter entstanden sind.

Durch Schwann's Zellentheorie wurden neue Gesichtspunkte auch in die Keimblattlehre eingeführt. Es ist eines der Hauptverdienste von Remak (A. L. I 1850), in seinem Fundamentalwerk „Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere“ die histogenetischen Leistungen der Keimblätter in ziemlich zutreffender Weise festgestellt zu haben. (S. p. 50—51.) Hinsichtlich der Entstehung der 4 sekundären Keimblätter weicht Remak von Baer ab. Aus den beiden primären Blättern läßt er zunächst ein drittes, das mittlere Keimblatt, hervorgehen, und zwar leitet er dasselbe einzig und allein durch Abspaltung vom unteren Keimblatt ab. Nach ihren Leistungen bezeichnet er die 3 Schichten als das obere oder sensorielle, als das mittlere oder motorisch-germinative und als das untere oder trophische Keimblatt. Erst dadurch, daß später das Mittelblatt sich wenigstens in seinen seitlichen Abschnitten (Seitenplatten) abermals in Hautfaserblatt und Darmfaserblatt spaltet, wodurch die Brust- und Leibeshöhle entsteht, kommen die 4 sekundären Keimblätter Baer's zu stande.

In seinen Angaben nähert sich Remak, dem eine Zeit lang die Majorität der Embryologen folgte, dem wahren Sachverhalt mehr als C. E. v. Baer; doch irrten beide in gleicher Weise darin, daß sie die Entwickelung der Keimblätter immer als einen Sonderungs- und Spaltungsprozeß auffaßten. Ueberhaupt ist die Frage nach der ersten Genese der Keimblätter die Klippe, an welcher die Untersuchungen der zahlreichen Forscher in den nächsten Decennien nach Remak gescheitert sind; sie war für die höheren Wirbeltiere, welche meist als Untersuchungsobjekte gedient haben, vorzüglich aber für das Hühnchen, sehr schwierig zu entscheiden. Es war hier keine Sicherheit darüber zu gewinnen, ob das mittlere Blatt sich nur aus dem unteren (Remak) oder nur aus dem oberen oder aus beiden zugleich (C. E. v. Baer) entwickelt.

In die Entstehung der Keimblätter hat erst die vergleichende Methode Licht gebracht. Ausgehend vom Studium niederer Wirbeltiere und der Wirbellosen, haben HUXLEY und KOWALEVSKY, HAECKEL und RAY LANKESTER die Keimblattlehre mächtig gefördert.

Schon im Jahre 1849 unterschied der geistvolle englische Zoologe HUXLEY (L. K. III [1], 1849) bei den Medusen zwei Membranen, ein Außen- und ein Innenblatt, aus welchen sich ihr Körper allein aufbaut, und sprach hierbei den glücklichen Gedanken aus, daß sie nach ihren physiologischen Leistungen den beiden primären Keimblättern der Wirbeltiere gleichwertig seien. Für die Schichten der Cölenteraten führte bald darauf ALLMAN (L. K. III [1], 1853, p. 368) die jetzt so viel gebrauchten Namen „Ektoderm“ und „Entoderm“ ein, deren man sich später auch zur Bezeichnung der embryonalen Blätter bedient hat.

Ein noch größerer Fortschritt ist durch den russischen Zoologen KOWALEVSKY (L. K. III[1], 1871 etc.) angebahnt worden, der in zahlreichen vorzüglichen Untersuchungen uns mit einer Fülle wichtiger Thatsachen aus der Entwickelungsgeschichte der Würmer, Cölenteraten, Mollusken, Brachiopoden, Tunicaten, Arthropoden bekannt gemacht hat. Er zeigte, daß bei allen Wirbellosen, die er untersucht hatte, am Anfang der Entwickelung sich 2 Keimblätter bilden, daß in vielen Tierabteilungen, wenn sich der Furchungsprozeß abgespielt hat, eine Keimblase entsteht, und daß diese sich, indem ein Teil der Wand eingestülpt wird, in einen Doppelbecher umwandelt, dessen von 2 Keimblättern umgrenzter Hohlraum durch eine Oeffnung nach außen kommuniziert. Bei dieser Gelegenheit sei auch noch der Verdienste einiger anderer Embryologen gedacht, welche die Becherlarve und ihre Entstehung durch Einstülpung noch früher in einzelnen Fällen beobachtet haben. RUSCONI (A. L. III [7], 1826) und REMAK (A. L. I 1850) haben die Becherlarven von Amphibien, GEGENBAUR (L. K. III[1], 1855) von den Sagitten, MAX SCHULTZE (A. L. III [2], 1856) von Petromyzon beschrieben.

Die einzelnen Beobachtungen zu einer zusammenfassenden Theorie über die Genese der beiden primären Keimblätter verwertet zu haben, ist das besondere Verdienst von E. HAECKEL (A. L. I 1874—1875), und RAY LANKESTER (A. L. I 1873, 1877). Beide wurden gleichzeitig und unabhängig voneinander durch die Thatsachen zu ähnlichen Ideen geführt, beide auf dem durch DARWIN's Auftreten neugefestigten Boden der Descendenztheorie stehend und dabei von dem Gesichtspunkt ausgehend, daß die einzelnen Stadien der individuellen Entwickelungsgeschichte eine Rekapitulation der Stammesgeschichte sind (Biogenetisches Grundgesetz).

HAECKEL veröffentlichte seine Ideen, welche bei ihrem ersten Erscheinen von vielen Seiten angefeindet, jetzt ihrem wichtigsten allgemeinen Inhalt nach Anerkennung gefunden und den Anstoß zu zahlreichen Untersuchungen gegeben haben, in 2 Aufsätzen in der Jenaischen Zeitschrift 1) Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter, und 2) Nachträge zur Gastraeatheorie. In ihnen suchte HAECKEL wahrscheinlich zu machen, daß in der Entwickelung der verschiedenen Tierklassen von den Spongien bis zum Menschen hinauf eine Keimform, die Gastrula, auftritt, und daß die 2 Keimblätter, aus denen sie besteht, bei den Embryonen aller Metazoen einander vergleichbar oder homolog sind. Die Gastrula stellt, wie HAECKEL durchzuführen suchte, im einfach-

sten Zustand einen Doppelbecher mit einer Urdarmhöhle und einem Urmund dar, kann aber dadurch, daß im Ei Dottermaterial abgelagert wird, wie bei den meisten Wirbeltieren in hohem Grade abgeändert werden, so daß die ursprüngliche Grundform kaum noch zu erkennen ist. Je nach der Art der Abänderung wurden verschiedene Formen der Gastrula als Glocken-, Hauben-, Scheiben- und Blasengastrula von Haeckel unterschieden und durch einen Einstülpungsprozeß aus einer noch einfacheren Grundform, aus der Keimblase (Blastula) hergeleitet.

Aehnlichen, aber in einer etwas anderen Weise ausgeführten Ideengängen begegnen wir in 2 wichtigen, interessanten Schriften von Ray Lankester: 1) On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals, und 2) Notes on the embryology and classification of the animal kingdom, comprising a revision of speculations relative to the origine and significance of the germ-layers. Wie Haeckel die Gastraea, so nimmt Ray Lankester die Planula als eine Grundform an, aus welcher sich alle Tierstämme entwickelt haben, weshalb er seine Theorie auch als die Planulatheorie der Gastraeatheorie gegenübergestellt hat. Unter Planula versteht er eine sack- oder blasenförmige Larve, deren Wand aus 2 Zellenblättern aufgebaut ist und einen Hohlraum, die Magenhöhle, umschließt. Die 2 Schichten können sich nach Ray Lankester auf eine doppelte Weise entwickeln. Der ursprüngliche Vorgang ist der, daß die einfache Zellenschicht, welche die Wand der Blase bildet, sich durch Spaltung (Delamination) in eine äußere und eine innere Lage, in Ektoderm und Entoderm, sondert. Infolge einer Durchbrechung der Wand an einer Stelle entsteht erst eine in die Magenhöhle führende Oeffnung, der Urmund. Im zweiten Falle wird die doppelblätterige Planula durch Invagination, durch Einstülpung einer einfachen Zellenblase in der von Haeckel gelehrten Weise gebildet. Der Magenraum hat daher hier gleich eine Oeffnung nach außen, den Blastoporus. Nach Lankester's Meinung kommt die Bildung der Gastrula durch Invagination nicht in der von Haeckel gelehrten allgemeinen Verbreitung vor. Das Ursprüngliche ist die Entwickelung der beiden primären Keimblätter durch Delamination aus einer einfachen Zellenschicht. Die Gastrulation durch Einstülpung ist dagegen ein erst sekundär entstandener, abgeleiteter Prozeß. Der Aufbau der Tiere aus 2 oder 3 Keimblättern ist auch in den Augen von Ray Lankester von großem Wert für eine natürliche, genealogische Klassifikation. Nach diesem Prinzip wird das Tierreich in 3 verschiedene Gruppen eingeteilt, in die Homoblastica (Protozoen), Diploblastica und Triploblastica.

So anregend und fruchtbar nun auch immerhin die Gastraea- und Planulatheorie für die Blätterlehre waren, so ließ sich ihnen doch mit Recht vorwerfen, daß der Grund, auf dem der Bau errichtet war, im ganzen noch ein sehr unsicherer war. Wenn wir von den Wirbellosen absehen, so waren sowohl Haeckel als Lankester den sicheren Nachweis schuldig geblieben, wie in den meisten Klassen der Wirbeltiere, bei Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren, der zweiblätterige Zustand in Wirklichkeit entsteht, wie bei ihnen die Entwickelung der Gastrula oder Planula vor sich geht. Bei eingehenderer Untersuchung entsprach ihre Dartellung häufig nicht den thatsächlichen Befunden. Um die Feststellung und Klärung zahlreicher, in der Gastraeatheorie unerledigt gebliebener oder falsch beantworteter Fragen haben sich zahlreiche Embryologen durch genauere Erforschung dieser grundlegen-

den Entwickelungsprozesse wesentliche Verdienste erworben. Wenn auch das nähere Eingehen hierauf den einzelnen Abschnitten über die Keimblattbildung in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere vorbehalten bleiben muß, so seien doch hier noch einige besonders wichtige Entdeckungen kurz zusammengestellt, durch welche ein besseres Verständnis der Keimblattbildung ermöglicht worden ist. Als eine solche erwähne ich die Beobachtung von KOWALEVSKY (A. L. III [5], 1870 und A. L. III [1], 1877), daß bei den Stören, bei Amphioxus und anderen Wirbeltieren der Rest des Urmundes in das Ende des Nervenrohrs bei seiner Entwickelung mit aufgenommen wird und einen Canalis neurentericus, eine offene Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr, herstellt. Von A. RAUBER (L. K. III [8], 1876) wurde der wichtige Gedanke ausgesprochen, daß die Primitivrinne der Vögel und Säugetiere dem Urmund niederer Wirbeltiere entspreche. Er gewann 2 Jahre später eine wichtige Stütze durch GASSER (L. K. III [8], 1878), welcher bei Gänseembryonen auf einem bestimmten Stadium ihrer Entwickelung am vorderen Ende des Primitivstreifs ebenfalls einen engen, Nerven- und Darmrohr verbindenden Canalis neurentericus nachwies. KUPFFER und BENECKE (L. K. III [7], 1878) entdeckten bei Reptilien im hinteren Bezirk des Embryonalschildes eine kleine Einstülpung, die sie als Urdarm, und eine äußere Oeffnung, die sie als Prostoma deuteten und der Primitivrinne der Vögel verglichen.

LIEBERKÜHN (L. K. III [9], 1882) beobachtete bei Säugetieren den Chordakanal, und VAN BENEDEN (L. K. III [9], 1888), der ihn bei der Fledermaus sehr stark entwickelt fand und feststellte, daß seine untere Wand sich bald in die Keimblasenhöhle öffnet, verglich ihn dem Urdarm.

Einen ähnlichen Wandel, wie die Frage nach der Entwickelung der beiden primären Keimblätter, machte die Frage nach der Entwickelung der mittleren Keimblätter durch. Wie für jene in der Gastraea- und Planulatheorie, wurde für diese eine neue Grundlage in der Cölomtheorie gewonnen.

HAECKEL war, was die Entstehung der mittleren Keimblätter anbetraf, auf dem überlieferten Standpunkt stehen geblieben, indem er sich am meisten der Ansicht C. E. v. BAER's zuneigte, daß sich das Hautfaserblatt vom primären äußeren und das Darmfaserblatt vom inneren Keimblatt abspalte. Dagegen huldigten die meisten Embryologen, welche sich mit der Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere beschäftigten, der Ansicht REMAK's und ließen das ganze mittlere Keimblatt sich durch Delamination vom unteren bilden. Die Leibeshöhle betrachteten sie als einen Spaltraum im mittleren Keimblatt und stellten sie anderen lymphatischen Hohlräumen, wie sie an verschiedenen Stellen des Körpers im Bindegewebe auftreten, an die Seite.

Einen wichtigen Fortschritt in genauerer Feststellung des Sachverhaltes führte KÖLLIKER (A. L. II 1879) durch genaueres Studium der Blätterbildung bei dem Hühnchen und bei Säugetieren herbei. Er zeigte, daß bei ihnen das mittlere Keimblatt sich nicht einfach vom unteren abspaltet, sondern von einem beschränkten Bezirk der Keimhaut, von der Primitivrinne aus, durch eine Wucherung des äußeren Keimblattes entsteht. Von hier aus läßt er es zwischen die beiden primären Keimblätter als eine solide Zellenmasse hineinwachsen und dann später in ihm die Leibeshöhle durch Spaltung in 2 Blätter sichtbar werden.

Ein durchgreifender Wandel wurde aber auch hier erst durch die vergleichende Methode, durch das Studium anderer Wirbeltiere und selbst der Wirbellosen herbeigeführt. METSCHNIKOFF (L. K. III [1], 1869, 1870, 1874) und KOWALEVSKY (L. K. III [1], 1871) machten beim Studium der Entwickelung von Echinodermen, Balanoglossus, Chaetognathen uud Brachiopoden die wichtige Entdeckung, daß bei ihnen die Wandungen der Leibeshöhle durch Ausstülpungen des Darmkanals gebildet werden. Besonderes Aufsehen erregte der 1871 von KOWALEVSKY erbrachte Nachweis, daß bei Sagitta (L. K. III [1], 1871) der Urdarm der Gastrula durch 2 Falten in 3 Räume, in die sekundäre Darmhöhle und in die Leibeshöhlen, abgeteilt wird, was später durch Untersuchungen von BÜTSCHLI (L. K. III [1], 1873) und OSCAR HERTWIG (L. K. III [1], 1880) volle Bestätigung fand. Ein ähnlicher Vorgang wurde hierauf von KOWALEVSKY auch bei dem niedersten Vertreter der Wirbeltiere, beim Amphioxus (A. L. III [1], 1877) nachgewiesen, bei welchem das innere Keimblatt ebenfalls Ausstülpungen, die Ursegmente liefert, von denen sich weiterhin die Leibeshöhle herleitet.

Durch diese ungemein wichtigen und interessanten Beobachtungen wurden HUXLEY, RAY LANKESTER, BALFOUR, OSCAR und RICHARD HERTWIG zu theoretischen Betrachtungen über den Ursprung der Leibeshöhle und der mittleren Keimblätter im Tierreich angeregt.

HUXLEY (L. K. III [1], 1875, 1877) unterschied drei nach ihrer Entstehung verschiedene Arten der Leibeshöhle: 1) ein Enterocöl, welches wie bei den Pfeilwürmern etc. von Ausstülpungen des Urdarms abstammt, 2) ein Schizocöl, welches sich durch Spaltbildung in einer zwischen innerem und äußerem Keimblatt entstandenen Stützsubstanz entwickelt, 3) ein Epicöl, das durch Einstülpung der Körperoberfläche, wie der Perithorakalraum der Tunicaten angelegt wird. Letzterer Art, meinte HUXLEY, entspräche vielleicht auch die Pleuroperitonealhöhle der Wirbeltiere. Im Gegensatz zu HUXLEY giebt RAY LANKESTER (A. L. I 1877), bis nicht entscheidende Beweise für eine verschiedenartige Genese der Leibeshöhle beigebracht worden seien, der Hypothese eines bei allen Tieren einheitlichen Ursprungs den Vorzug; als Grundform betrachtet er das Enterocöl, das wie bei den Echinodermen aus 2 Ausstülpungen des Urdarms (Parentera) entsteht. Von ihm leitet er durch Umbildung das Schizocöl in der Weise ab, daß die 2 Ausstülpungen des Urdarms bei ihrer ersten Anlage den Hohlraum eingebüßt haben und daher als solide Zellenmassen auftreten, die erst nachträglich wieder eine Höhlung gewinnen.

BALFOUR (A. L. II. 1881) beschränkt sich in seinen Abhandlungen mehr auf die Erklärung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. ohne aber zu einer einheitlichen Gesamtauffassung in Bezug auf den Ursprung desselben zu kommen. In seiner Monographie der Selachierentwickelung (A. L. III [3], 1878) machte er die Entdeckung, daß das mittlere Keimblatt von den Rändern des Urmundes aus in 2 getrennten Zellenmassen entsteht, welche nach vorn zwischen die 2 primären Keimblätter hineinwachsen. Da in jeder Zellmasse bald eine gesonderte Höhle auftritt, bezeichnete er die Leibeshöhle als eine von Anfang an paarige Bildung und verglich sie den beiden Leibessäcken. welche sich bei Wirbellosen durch Ausstülpung vom Urdarm bilden.

Durch ähnliche theoretische Gesichtspunkte wie die englischen Morphologen geleitet, versuchten darauf OSCAR und RICHARD HERTWIG (A. L. I, 1879. 1881 und L. K. III [1], 1883), die Frage nach der Ent-

wickelung der Leibeshöhle und der mittleren Keimblätter durch planmäßige, in den Studien zur Blättertheorie veröffentlichte Untersuchungen, welche sich auf Wirbellose und Wirbeltiere erstreckten, durch Vergleichung entwickelungsgeschichtlicher, histologischer und anatomischer Verhältnisse zu einer Lösung zu führen. Die Resultate dieser Untersuchungsreihen wurden in 2 Schriften veröffentlicht: 1) in der „Cölomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes", und 2) in der „Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere".

Behufs Klärung der Verhältnisse wurde dem Begriff „Keimblatt" eine schärfere Fassung gegeben. Als solches wurde eine Lage embryonaler Zellen bezeichnet, die wie ein Epithel angeordnet sind und zur Oberflächenbegrenzung des Körpers dienen. Nach Ablauf des Furchungsprozesses ist nur ein Keimblatt vorhanden, nämlich das Epithel der Keimblase. Aus ihm leiten sich die übrigen Keimblätter durch den Prozeß der Ein- und Ausstülpung ab. Das innere Keimblatt bildet sich durch die Gastrulation, die beiden mittleren Keimblätter durch die Leibeshöhlenbildung (Cölomation), indem sich aus dem Urdarm 2 Leibessäcke ausstülpen und zwischen die beiden primären Keimblätter trennend hineinwachsen. Es giebt erstens Tiere, die sich nur aus 2 Keimblättern entwickeln und nur eine durch Einstülpung entstandene Höhle, einen Urdarm, in ihrem Körper besitzen, und zweitens Tiere mit 4 Keimblättern, einem sekundären Darm und einer aus dem Urdarm entstandenen Leibeshöhle, einem Enterocoel. — Ferner wurde der Versuch gemacht, nachzuweisen, daß man seither unter dem Begriff „mittleres Keimblatt" 2 Dinge, die genetisch, morphologisch und histologisch ganz verschiedenartig sind, zusammengeworfen hat. Außer den durch Einstülpung entstandenen epithelialen Zellenlagen hat man zum mittleren Keimblatt auch Zellen gerechnet, die sich von den Keimblättern an diesen und jenen Stellen einzeln absondern und die Stützsubstanz und, wo solches vorhanden ist, auch das Blut zwischen den Epithellagen des Körpers erzeugen. Derartige embryonale Zellen, die durch Auswanderung in den von den Keimblättern begrenzten Zwischenraum gebildet werden, nannten die Gebrüder HERTWIG Mesenchymkeime und das von ihnen gelieferte Gewebe das Mesenchym. Es findet sich sowohl bei zwei- als auch bei vierblätterigen Tieren.

Einen ähnlichen Versuch, die Bestandteile des mittleren Keimblattes zu trennen, hatte schon früher HIS (A. L. I 1865, A. L. III[9], 1868, L. K. III[1], 1882) unternommen in seiner Parablasttheorie, wobei er allerdings von anderen Gesichtspunkten ausgegangen und auch zu einem etwas abweichenden Ergebnis gelangt war.

Der Erfolg der Cölomtheorie war ein ähnlicher wie bei der Gastraea- und Planulatheorie. Es war der Weg zu einer einheitlichen Auffassung der Genese der mittleren Keimblätter gewiesen, im einzelnen dagegen war die Art und Weise, wie der Prozeß in dieser und jener Klasse der Wirbeltiere sich abspielt, noch nicht genügend festgestellt.

Besonders bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren gab es noch eine größere Anzahl strittiger Punkte. Anhänger und Gegner traten bald für, bald wider die Lehre auf, die auch dadurch klärend und anregend wirkte. Die Darstellung, wie sich dies im einzelnen vollzog, muß auf die historisch-litterarischen Exkurse in den folgenden Abschnitten verschoben werden.

In dem allgemeinen Ueberblick über die Geschichte der Blätterlehre ist noch auf zwei sehr wichtige Auffassungen einzugehen, welche sich einzelne Forscher auf Grund verschiedener Beobachtungen über die Entwickelungsweise der in der Achse des Embryos gelegenen Primitivorgane gebildet haben, Auffassungen, welche mit den Namen „Konkrescenztheorie" und „Urmundtheorie" charakterisiert werden können.

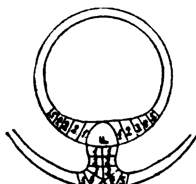


Fig. 246. Schema zur Erläuterung der Konkrescenztheorie von His. *u* vorderstes Kopfende *1, 2, 3, 4* u. s. w. symmetrische Teile des Randringes, welche sich bei der Bildung des Embryos in der Mittellinie zusammenlegen. Nach Kopsch.

Der Begründer der Konkrescenztheorie ist His (A. L. II 1874 L. K. III [6], 1876, L. K. III [6], 1877), nachdem schon vorher Lereboullet (L. K. IV, 1863) ähnliche Gedanken geäußert hatte. Durch Studien an Knochenfischen und Selachiern war in His die Ueberzeugung gefestigt worden, daß ihre Achsenorgane durch Verschmelzung zweier getrennter Anlagen in der Medianebene des späteren Körpers zu stande kommen. An der Keimhaut der Fische sei das Material zur Rumpfanlage (Fig. 1) im Randwulst aufgespeichert und gelange dadurch an seinen Ort, „daß jeweilen die, dem hinteren Ende des bereits abgegliederten Embryos zunächst liegenden Strecken (*1*, *2*, *3*, *4*, *5* etc.) an diesen sich heranschieben und ihn nach rückwärts verlängern". His bezeichnete demzufolge die Anlage des Körpers als einen platten Ring (bourellet embryogéne von Lereboullet), dessen 2 Seitenhälften sich successiv aneinander legen und sich als symmetrische Körperhälften vereinigen. Später hat His (L. K. III [1], 1891) in einem Vortrag „Zur Frage der Längsverwachsung der Wirbeltierembryonen" die Konkrescenztheorie auch auf die höheren Wirbeltiere zu übertragen versucht; er glaubt bei ihnen als die Stellen, an welchen eine Längsverwachsung von Axialgebilden vorkommt, die Primitivrinne und den neurenterischen Kanal bezeichnen zu können. Bei dieser Ansicht stellte His aber eine Beziehung der Primitivrinne und des neurenterischen Kanals zum Urmund (Blastoporus niederer Wirbeltiere) in Abrede, da der Canalis neurentericus gleich Mund und After eine sekundäre Durchbruchsöffnung sei. So löste denn His auch in diesem Versuch seine Konkrescenztheorie von der Urmundfrage, die, wie wir gleich sehen werden, für sie von grundlegender Bedeutung ist, ganz ab; er machte zum Ausgangspunkt seiner Konkrescenzlehre „eine Embryo bildende Falte", die auf der Keimhaut entsteht, und faßte seine Theorie in die Sätze zusammen:

„Bei allen kranioten Wirbeltieren legt sich das Kopfende des Körpers als eine hufeisenförmige Falte des Ektoblasten an. Zwischen beiden Schenkeln des Hufeisens liegt die Primitivrinne. Die embryobildende Falte kann vom Rand ausgehen und das Keimrandgebiet in der Folge teilweise oder ganz in ihren Bereich ziehen (Fische und Amphibien), oder sie kann vom Keimrand entfernt auftreten (Amnioten). In dem einen wie in dem anderen Falle wirken verschiedene Kräfte in schräger mediokaudaler Richtung auf die primäre Faltenanlage; der Embryo wird absolut schmäler und zugleich unter Hinzunahme von mehr seitwärts gelegenen Teilen länger. Bei niederen und bei höheren

Wirbeltieren findet eine Verlötung der Axialgebilde aus 2 Seitenhälften statt, und so ergiebt sich damit die Längsverwachsung in der Mittelebene als ein durchgreifender Vorgang für sämtliche Wirbeltiere. Unter den Wirbellosen findet der Vorgang seine Parallele in der Keimstreifenverwachsung von Würmern und von Arthropoden."

Die Konkrescenztheorie von His wurde seit ihrem Erscheinen von den meisten Embryologen, wie z. B. von Balfour (A. L. II 1881) und Rabl (L. K. III [1], 1889) als unhaltbar bezeichnet. Einige sprachen sich zu ihren Gunsten aus, wie Rauber, Roux, Sedgwick Minot. Rauber (L. K. IV, 1877—1883) erklärte in ansprechender Weise die Doppelmonstra von Knochenfischen aus der Art, wie sich die Keimwülste zusammenlegen. Ihm kommt das Verdienst zu, daß er den ganzen Vorgang als Urmundschluß zu deuten versucht hat. Roux (L. K. III[4], 1888 *) fand die Lehre von His in Uebereinstimmung mit den Folgerungen, die sich aus seinen Versuchen am Froschei ergeben haben. Sedgwick Minot (L. K. III [1], 1889) endlich erblickte auch in den Verwachsungsrändern die Urmundlippen und schrieb der Gastrula der Wirbeltiere einen sehr in die Länge gezogenen Urmund zu, der sich während der Entwickelung von vorn nach hinten schließt. „Concrescence is then a modified method of uniting the lips of a greatly elongated gastrula mouth."

Durch Untersuchungen von Froschmißbildungen ist Oscar Hertwig in der Schrift „Urmund und Spina bifida" (L. K. IV, 1892) zu der Ueberzeugung geführt worden, daß in der Konkrescenztheorie von His ein richtiger Kern enthalten ist, daß der Verwachsungsprozeß aber morphologisch erst verständlich wird, wenn er auf die Urmundränder bezogen wird, was von His nicht erkannt war; hauptsächlich dadurch leidet die Darstellung von His an manchen Unrichtigkeiten. Die Konkrescenz wird erst verständlich, wenn genau untersucht wird, was in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere als Urmund zu bezeichnen ist, was seine Merkmale sind, wie er zuerst entsteht und sich während der aufeinander folgenden Entwickelungsstadien verändert. Die Konkrescenzlehre findet so ihre Beantwortung in der Urmundtheorie. Indem Hertwig die oben aufgeworfenen Fragen prüfte, kam er zu dem Ergebnis: „Was man auf einzelnen Stadien als Urmund bezeichnet, ist nicht ein und dasselbe unverändert gebliebene Organ; es sind nur verschiedene Strecken eines sich durch Wachstum am hinteren Ende in demselben Maße ergänzenden und erneuernden Organs, als es nach vorn durch Verwachsung und Organdifferenzierung aufgebraucht wird. Die einzelnen Entwickelungsstufen eines Wirbeltierkeims zeigen uns immer nur einen kleinen, der jeweiligen Stufe entsprechenden Abschnitt des Urmunds geöffnet. Wollen wir uns eine Vorstellung von seiner Gesamtausdehnung verschaffen, so müssen wir uns alle die Stellen, wo vom Beginn der ersten Einstülpung an eine Verschmelzung der Urmundränder stattgefunden hat, geöffnet denken. Ist dies geschehen, dann dehnt sich der Urmund, weit vorn in der Kopfgegend an einer Stelle beginnend, die sich zur Zeit in ihrer Lage zu den entwickelten Organen nicht genauer bestimmen läßt, bis zum After aus, geht also fast in ganzer Länge durch die spätere Rückengegend des Embryos hindurch".

Die in der Urmundtheorie behandelten Fragen sind in hohem Maße auch der experimentellen Untersuchung zugänglich. Durch geeignete Eingriffe in frühe Stadien der Entwickelung kann der Experi-

mentator den normalen Verschluß des Urmundes verhindern und für längere Zeit eine künstliche Urmundspalte oder Spina bifida erzeugen (Hertwig L. K. IV, 1892, Urmund und Spina bifida; Kollmann L. K. IV, 1893). Ferner kann man sich einen genaueren Einblick in die Beteiligung des Urmundrandes an dem Aufbau des Embryos und in die frühesten Wachstumsprozesse der Achsenorgane dadurch zu verschaffen suchen, daß man an geeigneten Objekten (Frosch-, Fisch-, Hühnereiern) eine bestimmte Stelle des Urmundrandes durch Anstich mit der erwärmten Nadel oder auf elektrolytischem Wege zerstört und die dadurch hervorgerufenen Störungen verfolgt. Roux, Kastschenko, Rückert, namentlich aber Kopsch sind in der experimentellen Richtung mit Erfolg thätig gewesen, worüber im 4. Kapitel noch eingehender gehandelt werden wird. (Siehe Litteratur zu Kapitel IV.)

Der Litteratur über die Keimblätter hat man mit Recht vorgeworfen, daß sie so überaus reich an Widersprüchen sei. Sehr häufig beruhen aber diese Widersprüche weniger auf Verschiedenheiten in den Untersuchungsergebnissen als auf ihrer Deutung. Zuweilen sind auch manche Gegensätze nur scheinbare, insofern sie durch eine andere Namengebung oder durch eine verschiedene Festsetzung begrifflicher Unterscheidungen hervorgerufen sind. Behufs Herbeiführung einer einheitlichen Auffassung in der Keimblattlehre, sowie überhaupt zur Vermeidung von Mißverständnissen ist daher eine Verständigung über einige allgemeine Begriffe und Definitionen erforderlich; daher ich denn, ehe wir an die Darstellung der Einzelverhältnisse gehen, einige einleitende Bemerkungen in Bezug hierauf vorausschicken will.

Unter einem **Keimblatt** verstehe ich *eine Lage embryonaler Zellen, die untereinander zu einer Art Epithel verbunden sind und zur Begrenzung von Körperoberflächen dienen.* Solange daher die durch den Furchungsprozeß entstandenen Embryonalzellen noch kugelig sind und locker zusammenliegen, wie auf dem Maulbeerstadium, sollte man auch nicht von einem Keimblatt sprechen. Ein solches bildet sich erst auf dem Keimblasenstadium aus, wenn mit der Entwickelung einer centralen Höhle die sie umgebenden Zellen sich zu ihrer Begrenzung fester verbinden.

Wenn später kompliziertere Embryonalformen entstehen, werden am Keimblatt mehrere Bezirke, die eine verschiedene Lage gegeneinander einnehmen, als äußeres, inneres und mittleres Keimblatt (Ektoblast, Entoblast, Mesoblast oder Ektoderm, Entoderm, Mesoderm) unterscheidbar. Nach der Gastraea- und Cölomtheorie sind sie durch Ein- und Ausstülpung, überhaupt durch Faltenbildung der ursprünglichen Epithelmembran hervorgerufen worden und dienen zur Auskleidung centraler Hohlräume, des Urdarms und der Leibeshöhle.

Von einem äußeren, inneren und mittleren Keimblatt kann man so lange nicht sprechen, als nicht die neuen Lagebeziehungen und Schichtenverhältnisse eingetreten sind. Hiergegen wird häufig gefehlt; z. B. tragen einige Forscher kein Bedenken, die vegetativen und die animalen Zellen an der Keimblase der Amphibien als inneres und äußeres Keimblatt zu benennen, während dies nach unserer Meinung erst statthaft ist, wenn

durch die Gastrulation ein Teil der Keimblasenwand wirklich zu einem inneren Blatt und zur Begrenzung eines Darmraums geworden ist.

Sehr wichtig ist es ferner, zu beachten, daß im Laufe der Entwickelung sich fortwährend neue Lagebeziehungen der Zellen durch Wachstumsverschiebungen und Wanderungen ausbilden, daß daher auch die Keimblätter, namentlich am Anfange ihrer Entwickelung, veränderliche Größen und nicht scharf gegeneinander abgegrenzt sind. Zellen, die auf früheren Stadien der Gastrulation im äußeren Keimblatt liegen, werden auf späteren Stadien durch Einstülpung am Urmundrand zu Bestandteilen des inneren oder mittleren Keimblattes. Aeußeres, inneres und mittleres Keimblatt zeigen also **nur** einen Gegensatz in der Lage der Zellen an, die sich zu verschiedenen Zeiten der Entwickelung verändert und die auch in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere in etwas verschiedener Weise zu Stande kommen kann. Wenn man dieses im Auge behält, dann wird man finden, daß manche anscheinend wichtige Differenzen in den Angaben einzelner Forscher sich als nebensächlicher Art erweisen und Gegensätze betreffen, welche nur durch ihre Darstellungsweise und ihre Definitionen geschaffen sind, im Lichte der vergleichenden Embryologie aber ihre Lösung finden. So verhält es sich in gewisser Beziehung mit den Streitfragen, ob das mittlere Keimblatt vom inneren oder vom äußeren abstamme, ob die Chorda ein entodermales, mesodermales oder ektodermales Gebilde sei.

Gehen wir z. B., was die erste Frage betrifft, von der Entwickelung des Amphioxus aus. Bei ihm wird die ganze vegetative Hälfte der Keimblasenwand gewissermaßen in einem Zuge eingestülpt, 1) das Zellenmaterial, welches den bleibenden Darm und 2. das Material, das die Leibessäcke auskleiden wird. Erst nachdem das Gastrulastadium einige Zeit bestanden hat, sondert sich durch Faltung das eingestülpte Zellenblatt in die dorsal gelegenen Cölomsäckchen und in den unpaaren ventral gelegenen Hohlraum, der zum bleibenden Darm wird. Hier wird Niemand einen Augenblick zögern, das mittlere Keimblatt durch Sonderung vom inneren abzuleiten. Nehmen wir nun aber an, der Prozeß verliefe beim Amphioxus in der Weise, daß anfangs nur der Teil des Zellenmaterials der Keimblasenoberfläche eingestülpt würde, welches später zur Auskleidung des Darmes diente, und daß erst nach einer Pause das übrige Zellenmaterial, welches zur Begrenzung der Cölomsäcke verwandt wird, nachfolgen, sich aber jetzt von dem zuerst eingestülpten Material schon während der Einstülpung in 2 Aussackungen absondern würde, dann wird eine andere Darstellung möglich: dann kann man sagen, daß das mittlere Keimblatt durch Einstülpung von Zellen des äußeren Keimblattes seinen Ursprung nimmt. Nach der eben gegebenen Darstellung sind die zwei verschiedenen Entstehungsweisen des mittleren Keimblattes unwesentliche Modifikationen eines und desselben Grundvorganges, eines Invaginations- oder Faltungsprozesses, der zur Darm- und Leibeshöhlenbildung führt. Werden dagegen in polemischer Form die nackten Endergebnisse einander gegenübergestellt, daß nach der einen Meinung beim Amphioxus das Mesoderm aus dem inneren Keimblatt, nach einer anderen aus dem äußeren Keimblatt entstehen solle, so wird der Leser hierin einen unbegreiflichen Widerspruch erblicken, während ein solcher in Wirklichkeit gar nicht vorliegt.

Der zweite Vorgang, welchen ich hier für den Amphioxus nur als einen möglichen angenommen habe, findet sich in der Natur bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren realisiert. Wenn daher bei den Amnioten das mittlere Keimblatt aus einer ektodermalen Wucherung des Primitivstreifens, die zwischen die Grenzblätter hineinwächst, seinen Ursprung nimmt, so ist dies Ergebnis mit der beim Amphioxus ermittelten einfacheren Entstehungsweise unschwer in Einklang zu bringen. Entoderm und Mesoderm stammen ja beide von Zellbezirken an, die einmal der Oberfläche der Keimblase angehört haben. Ob beide in einem Tempo eingestülpt werden (primäres Entoderm) und sich erst dann in sekundäres Entoderm und Mesoderm weiter voneinander sondern (Amphioxus), oder ob erst ein Teil des Zellmaterials einwandert und der andere später nachfolgt, dann aber gleich sich als Mesoderm von ersterem abgrenzt, kommt im Endresultat auf genau dasselbe hinaus und ist daher eine nebensächliche Verschiedenheit.

Eine andere Streitfrage, ob die Chorda vom äußeren oder inneren oder mittleren Keimblatt abstammt, ist ähnlicher Art. Die Chorda nämlich entwickelt sich aus einer Stelle der Embryonalanlage, an welcher zeitweise, wie am Urmund der Selachier und Amphibien und am Hensen'schen Knoten der Amnioten, alle 3 Keimblätter zusammenstoßen und ineinander übergehen. Und so kann man nach der Herkunft der Chordazellen, nach ihren Nachbarschafts- und Lagebeziehungen Gründe für jede der 3 Behauptungen beibringen: für ihre Abstammung aus dem Ektoderm den Grund, daß der Primitivstreifen durch eine Wucherung des Ektoderms entsteht; für ihre Zugehörigkeit zum Mesoderm die Thatsache, daß das Zellenmaterial in derselben Schicht wie die mittleren Keimblätter liegt; für ihre Zugehörigkeit zum primären Entoderm dagegen die Thatsache, daß die Zellschicht, welche zur Chorda wird, anfangs und für längere Zeit die Decke des Urdarms bildet und daher, wenn man alle den Urdarm begrenzenden Zellen wie beim Amphioxus primäres Entoderm nennt, auch zu diesem hinzugerechnet werden muß. Ueber die nackten Thatsachen, welche bei dem gegenwärtigen Stand der embryologischeu Untersuchungsmethoden leicht festzustellen sind, werden sich die verschiedenen Forscher leicht einigen, der Streit aber darüber, ob man die Chorda besser als eine entodermale, mesodermale oder ektodermale Anlage auffassen soll, läßt sich beseitigen, wenn man das Zellenmaterial für die Bildung der Chorda, sowie es sich bestimmt abgrenzen läßt und seine charakteristische Lage eingenommen hat, überhaupt nicht mehr zu einem der 3 Keimblätter hinzurechnet, sondern als eine eigene Anlage bezeichnet und, wie ich es vorgeschlagen habe, Chordaanlage nennt. Dieses Auskunftsmittel möchte sich auch noch insofern empfehlen, als dadurch zugleich ein anderer Gordischer Knoten zerschnitten und in einfachster Weise gelöst wird. Ich meine den Streit, ob das mittlere Keimblatt eine unpaare oder paarige Anlage sei. Wenn man nach meinem Vorschlag eine besondere Chordaanlage annimmt, so kann das mittlere Keimblatt nicht anders als eine paarige Anlage bezeichnet werden. Denn es besteht aus einer linken und rechten Hälfte, die durch die Chordaanlage voneinander getrennt sind. Hierzu kommt, daß auch später nur paarige Organe aus ihm entstehen, die Ursegmentpaare, und aus diesen wieder die Sklerotome, Myotome, Nephrotome und die paarigen Seitenplatten, die sich ebenfalls wieder in lauter paarige Organe differenzieren.

Da es sich bei den zahlreichen Widersprüchen in der Keimblattlitteratur, wodurch dieselbe zu einer wenig erfreulichen gemacht wird, häufig um ähnliche Verhältnisse wie die angeführten handelt, so wird in der folgenden Darstellung ein besonderes Gewicht auf eine scharfe Definition der angewandten Benennungen gelegt werden.

Um zu richtigen Urteilen in allgemeinen Fragen der Blättertheorie zu gelangen, ist ferner nicht außer acht zu lassen, daß Stadien von embryonalen Prozessen sich in vielfacher Hinsicht von phylogenetischen sehr wesentlich unterscheiden nnd nicht ihnen als gleichwertig betrachtet werden dürfen. Die Ontogenie der Säugetiere lehrt uns z. B., daß Oberlippe, Oberkiefer und Gaumen durch Verschmelzung von Fortsätzen entstehen. Daraus darf aber nicht der Schluß gezogen werden, daß Tierformen existiert haben könnten, bei denen Oberlippe, Kiefer und Gaumen beiderseits von Spalten durchsetzt und dadurch die Nasenhöhlen in breiter Verbindung mit der Mundhöhle gewesen wären, wie es bei den Mißbildungen der Lippen-Kiefer-Gaumenspalte nicht selten eintritt. Ein solcher Zustand hat wohl in der Tierreihe niemals existiert; denn wenn eine Lippenspalte dauernd vorhanden ist, wie bei den Haifischen, sind die Geruchshöhlen noch wenig weit nach hinten entwickelt, so daß diese Spaltbildung noch nicht die Gaumengegend ergriffen hat. Findet aber die weitere Ausdehnung der Geruchshöhlen nach hinten statt, wie bei den Amphibien und Amnioten, so hat sich zuvor schon ein zusammenhängender Lippen- und Kieferrand durch Verwachsung der die Lippen- und Kieferspalten begrenzenden Teile gebildet. Hemmung eines normalen Vorganges oder Stehenbleiben der Entwickelung auf einer früheren Stufe ergiebt eine Mißbildung, aber kein Bild eines phylogenetischen Zustandes. Ein solches kann auch schon deswegen meistens nicht entstehen, weil die durch Verschmelzung gebildeten Lippen-, Kiefer- und Gaumengegenden ja auch später noch weiterwachsen und Veränderungen mannigfachster Art in Form, Größe und Lage häufig eingehen.

Die Nutzanwendung von diesem Beispiel läßt sich in der Keimblattlehre bei der Konkrescenz- und Urmundtheorie machen. Aus der Lehre, daß die ganze Rückengegend des Embryos vom Kopf bis zum Schwanzende durch Verschmelzung der Urmundränder zustande gekommen sei, darf man nicht etwa die Folgerung auf ein phylogenetisches Stadium ziehen, in dem ein langgestreckter Wirbeltierleib dem Rücken entlang durch einen Urmundspalt geöffnet gewesen sei. Denn einmal gehört die Urmundbildung einem sehr frühen Stadium an, auf welchem die eigentlichen Wirbeltiermerkmale überhaupt noch nicht ausgeprägt sind, und dann gilt auch hier das früher Gesagte, daß durch das fortschreitende Wachstum ganz andere Verhältnisse geschaffen werden, als zur Zeit des Urmundes und seiner Verwachsung bestanden. Es nimmt der Wirbeltierleib durch ein von seinem hinteren Ende ausgehendes Wachstum successive an Länge zu, wobei sich auf frühen Entwickelungsstadien auch der Urmund immer weiter nach hinten ausdehnt. Während aber dies geschieht, sind seine vorderen Abschnitte schon längst wieder verändert. Eine Eröffnung des Urmundes seiner ganzen Länge nach kann daher nichts anderes als Mißbildungen liefern, wie solche hier und dort als Spina bifida bei Wirbeltieren beobachtet worden sind. Der absonderliche Charakter der Mißbildung wird noch dadurch gesteigert, daß die Spalte in späteren Stadien der Entwickelung nicht mehr von den einfachen Urmundrändern, sondern,

da der Entwickelungsprozeß fortschreitet, von Organen begrenzt wird, die sich aus den Urmundrändern und ihrer Umgebung entwickelt haben, also von den halbierten Teilen des Rückenmarks und des Achsenskeletts und der oberen Darmwand.

Aehnlich verhält es sich mit einem anderen später darzustellenden Ergebnis embryologischer Untersuchung, wonach sich der Schwanz der Wirbeltiere durch Verschmelzung zweier Schwanzknospen aus der vor dem After gelegenen Urmundstrecke entwickelt. Auch hier wäre es verfehlt, aus solcher Entstehungsweise einen Rückschluß auf doppelschwänzige Wirbeltiere zu machen, da die Verschmelzung der Urmundränder in der späteren Schwanzgegend ein viel älteres Ereignis als die Bildung des Wirbeltierschwanzes ist. Doppelschwänze, wie sie in der Entwickelung der Wirbeltiere zuweilen beobachtet werden, sind Hemmungsmißbildungen, die sich aus den entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen in der Schwanzgegend leicht erklären lassen und für die paarige Natur der Anlagesubstanz sprechen, aber darüber hinaus sich nicht weiter phylogenetisch verwerten lassen.

Noch in vielen anderen Beziehungen tragen embryonale Prozesse, zumal in den frühesten Stadien, häufig ihr besonderes Gepräge, wodurch Haeckel zur Unterscheidung einer Cenegenese veranlaßt worden ist. Diesem Umstand muß in richtiger Weise Rechnung getragen werden, wenn man sich von größeren Reihen entwickelungsgeschichtlicher Verhältnisse eine Gesamtvorstellung in einer Theorie bilden will. So ist es eine sehr häufig zu beobachtende Erscheinung, daß Organe, von denen man erwarten sollte, daß sie ihrer späteren Natur nach als Hohlorgane angelegt werden müßten, als solide Zellenmassen entstehen. Drüsen, die ihr Sekret, wenn sie später secernieren, in Hohlräume entleeren und durch Ausführgänge nach außen treten lassen, wachsen nicht als Röhren oder Schläuche oder Säcke, sondern als solide Stränge aus einem der primären Keimblätter hervor. In vielen Fällen legt sich das Centralnervensystem als Rinne und als hohles Rohr, in anderen wieder als solide Zellenleiste an, die sich zu einem soliden Zellenstrang abschnürt und erst später im Innern aushöhlt.

Bei einigen Wirbeltieren findet man eine primäre Augenblase und ein Hörbläschen, wo bei anderen Vollorgane beobachtet werden, die sich erst in späterer Zeit aushöhlen. Wer solche Erfahrungen bei Beurteilung von embryonalen Prozessen berücksichtigt, wird die solide Anlage der mittleren Keimblätter und den Umstand, daß erst relativ spät durch ihre Spaltung in Darm- und Hautfaserblatt die Leibeshöhle auftritt, nicht als einen Beweis gegen die Theorie benutzen, daß die mittleren Keimblätter die epithelialen Wandungen von durch Ausstülpung entstandenen Leibessäcken seien. Denn ein solcher Beweis ist von vornherein hinfällig angesichts der sehr zahlreichen Fälle, wo Hohlorgane als Organe ohne Höhlung entwickelt werden.

Ich schließe daher diesen einleitenden Abschnitt mit der Bemerkung: Zu einem befriedigenden Verständnis der Entwickelungsprozesse kann die genaue Feststellung der nackten Thatsachen in vielen Fällen allein nicht führen; es muß noch die erschöpfende Vergleichung der Thatsachen untereinander und ihre richtige Beurteilung hinzukommen, welche sich auf eine umfassende Kenntnis der Eigentümlichkeiten embryonaler Prozesse gründet.

Die Keimblätter des Amphioxus lanceolatus.

Für das Studium der Entwickelung der Wirbeltiere ist eines der wichtigsten und vorzüglichsten Objekte das Ei von Amphioxus lanc. Bei ihm spielen sich alle Vorgänge in einer so einfachen und klaren Weise ab, wie in keinem anderen bisher bekannt gewordenen Fall, so daß sie uns als Ausgangspunkt und Grundlage für eine vergleichende Untersuchung der Keimblattbildung dienen können.

Das Verdienst, die Embryologen mit diesem wichtigen Untersuchungsobjekt zuerst bekannt gemacht zu haben, hat sich A. Kowalevsky (A. L. III [1], 1867) erworben, welcher seine erste grundlegende Arbeit über die Amphioxusentwickelung 1867 veröffentlichte und ihr eine zweite 1877 nachfolgen ließ. Wenige Jahre später gab B. Hatschek (A. L. III [1], 1881) seine ausgezeichneten „Studien über Entwickelung des Amphioxus" heraus, in welchen er die meisten Angaben von Kowalevsky bestätigte, zugleich aber die ersten Stadien sowohl am lebenden Tier, als auch zum erstenmal durch Anfertigung von Schnittserien bis ins einzelnste so gründlich untersuchte, daß er, was die Keimblattbildung betrifft, seinen Nachfolgern nur wenig Neues hinzuzufügen übrig ließ.

Mit einzelnen Stadien der Amphioxusentwickelung und einzelnen strittigen Fragen, wie dem Verschluß des Urmundes, haben sich späterhin Lwoff, Eismond, Sobotta, Klaatsch, Mac Bride, Morgan, Garbowski, Samassa, Willey beschäftigt. (S. L. C. III [1].)

Nachdem der Furchungsprozeß, der schon auf p. 591 dargestellt wurde, in wenigen Stunden beendet ist, geht aus dem Haufen der zahlreich und klein gewordenen Embryonalzellen die erste typische Embryonalform, die Keimblase oder Blastula, hervor (Fig. 247). Ihre Wand ist aus einer einfachen Schicht cylindrischer Zellen zusammengesetzt, die mit ihren Seitenflächen dicht aneinanderschließen und einen von Flüssigkeit prall gefüllten Hohlraum, die Keimblasenhöhle (Blastocöl), nach außen allseitig abschließen. Im histologischen

Fig. 247.

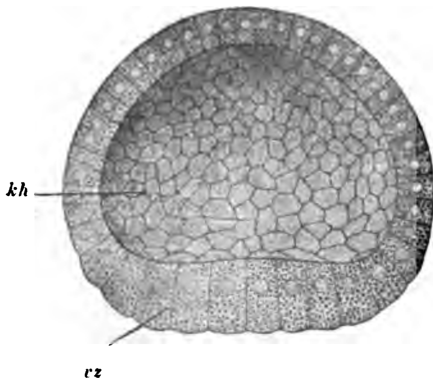


Fig. 248.



Fig. 247. Keimblase des Amphioxus nach Hatschek, Taf. II, Fig. 21. *kh* Keimblasenhöhle. *vz* vegetative Zellen. (Vegetativer Bezirk.)

Fig. 248. Junges Gastrulastadium vom Amphioxus nach Hatschek, Taf. II, Fig. 22. *kh* Keimblasenhöhle. *ud* Urdarm.

System bezeichnet man eine derartige Anordnung der Zellen als ein Epithel, und in der Embryologie nennt man die nach Ablauf des Furchungsprozesses zuerst entstehende, epithelartige Zellenschicht das primäre Keimblatt, welches beim Amphioxus das einzige Substrat für alle weiteren Entwickelungsvorgänge abgiebt. Denn wie schon Hatschek bemerkt hat, werden wir im folgenden sehen, „daß durch Faltungen und Verwachsungen der einfachen Epithelschicht die wesentlichsten Organe zur Sonderung gelangen. Es tritt nirgends eine Mehrschichtigkeit des Epithels und Spaltung desselben ein“.

Die Keimblase des Amphioxus (Fig. 247) läßt von allem Anfang an eine Ungleichmäßigkeit in der Beschaffenheit ihrer Wandung erkennen. Ein Bezirk (*vz*) nämlich, der etwa ein Drittel der Oberfläche ausmacht und als vegetativer vom übrigen größeren oder dem animalen Bezirk unterschieden zu werden pflegt, wird von etwas größeren und dunkleren Zellen gebildet, die mehr Dotterkörnchen enthalten. Von ihm geht der Anstoß zu einer weiteren Veränderung aus, die zur Entstehung einer zweiten, außerordentlich charakteristischen und fundamentalen Embryonalform, der Gastrula, führt. Der vegetative Bezirk (*vz*) beginnt sich bald etwas abzuflachen, weiterhin in die Keimblasenhöhle (*kh*) einzubuchten (Fig. 248), sie mehr und mehr zu verdrängen und sich so der animalen, von kleineren und helleren Zellen gebildeten Wandschicht zu nähern, welcher sie sich endlich dicht anlegt (Fig. 249). Der ganze Keim hat jetzt die Form einer Mütze oder flachen Schüssel, an welcher Hatschek bereits eine bilaterale Symmetrie, ein vorderes und ein hinteres Ende feststellen konnte. Der durch Einstülpung neu entstandene Hohlraum ist der Urdarm (*ud*), seine weite Oeffnung wird als Urmund (Blastoporus), die eingestülpte Schicht größerer Zellen als das innere Keimblatt (*ik* Entoblast, Entoderm), die nach außen gelegene Schicht animaler Zellen als das äußere Keimblatt (*ak*) Ektoblast, Ektoderm) bezeichnet.

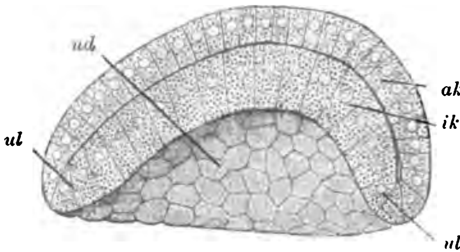


Fig. 249. Schüsselförmiges Gastrulastadium des Amphioxus, nach Hatschek, Taf. II, Fig. 24. *ud* Urdarm. *ul* Urmundlippe. *ak*, *ik* äußeres und inneres Keimblatt.

Außer den größeren dotterreichen Zellen schieben sich aber auch kleinere Elemente, wie Lwoff nachgewiesen hat, von dem Einstülpungsrand aus in die Gastrulahöhle hinein; sie tragen besonders zur Begrenzung ihrer dorsalen Wand bei, während erstere ventralwärts zu liegen kommen.

Auf den nächsten Stadien nimmt die Gastrula mehr die Form eines Bechers an, wobei sich der Urmund in erheblichem Maße verkleinert (Fig. 250 u. 251); gleichzeitig wird die eine Wand des Bechers, welche der späteren Rückengegend entspricht, mehr abgeplattet. Noch ältere Embryonen strecken sich immer mehr in die Länge; der sehr eng gewordene Urmund kommt an ihr hinteres Ende zu liegen, wo er sich an der Rückenfläche öffnet und noch auf ziemlich vorgerückten Stadien beobachtet werden kann.

Wie die Umwandlung des weiten, sehr umfangreichen in den zuletzt außerordentlich engen Urmund zu stande kommt, ist eine seit mehreren Jahren lebhaft diskutierte Frage. Namentlich handelt es

Fig. 250.

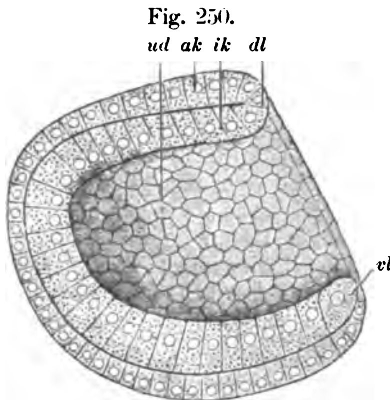


Fig. 251.

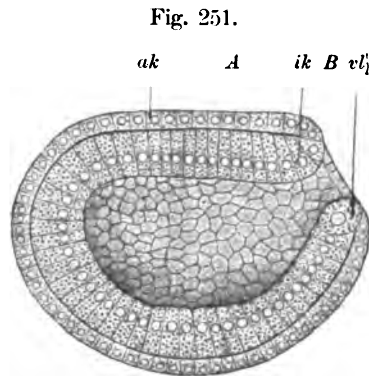


Fig. 250. Becherförmiges Gastrulastadium des Amphioxus, nach HATSCHEK, Taf. III, Fig. 29.
Fig. 251. Gastrula des Amphioxus mit engem Urmund, Taf. III, Fig. 33. *dl*, *vl* dorsale und ventrale Urmundlippe. *ak*, *ik* äußeres und inneres Keimblatt. *ud* Urdarm.

sich darum, zu entscheiden, ob die Verengerung, die allmählich fast zu einem vollständigen Verschluß führt, konzentrisch oder exzentrisch erfolgt.

Konzentrisch kann der Verschluß heißen, wenn sich der Urmundrand in seinem ganzen Umfang ähnlich wie ein gedehnter Gummiring gleichmäßig zusammenzieht, so daß die spätere kleine Oeffnung etwa der Mitte der ursprünglichen Ausdehnung entspricht. Dagegen verbindet man mit der Bezeichnung eines exzentrisch erfolgenden Urmundschlusses die folgende Vorstellung:

Die Verkleinerung des weiten, oval geformten Urmundes geht von einer ganz bestimmten Stelle aus, welche dem Kopfende des späteren Embryos entspricht. Die links und rechts von ihr gelegenen Zellen des Randes, an welchem sich das äußere in das innere Keimblatt umschlägt, wachsen einander entgegen und vereinigen sich allmählich in einer Linie, welche mit der Medianebene des Embryos zusammenfällt. Es schließt sich also der Urmund von vorn nach hinten bis auf einen kleinen Rest, welcher sein hinterster oder kaudaler Abschnitt ist. In Fig. 251 z. B. ist nach dieser Ansicht die Verkleinerung des Urmundes im Verhältnis zu Fig. 250 dadurch zustande gekommen, daß sich die zwischen *A* und *B* gelegene Strecke der Becherwand in der angegebenen Weise neu gebildet hat. Durch Verwachsung (Konkrescenz) des Urmundrandes entsteht die Rückengegend des Embryos, aus welcher sich Chorda, Nervenrohr und Ursegmente entwickeln. Es liegt auf der Hand, daß, je nachdem man einen konzentrischen oder einen exzentrischen Verschluß des Urmundes annimmt, die Achsen der Gastrula zu den späteren Hauptachsen des wurmförmig gewordenen Embryos eine sehr verschiedene Orientierung erhalten.

Die Frage, in welcher Art der Verschluß des Urmundes beim Amphioxus vor sich geht, ist schon von HATSCHEK aufgeworfen worden.

Während Kowalevsky annahm, daß die den animalen und vegetativen Pol verbindende Linie der Längsachse des Embryos entspreche und daß der Urmund von Anfang an sein hinteres Ende bezeichne, glaubte Hatschek auf Grund seiner Untersuchungen eine andere Orientierung der einzelnen Entwickelungsstadien zueinander in Bezug auf ihre Achsen vornehmen zu müssen. Nach seiner Ansicht, in welcher er die Lehre vom exzentrischen Verschluß des Urmundes zuerst aufgestellt hat, gehört der Gastrulamund ganz der späteren Rückenseite an, und bezeichnet sein hinterer Rand das Hinterende des Embryos. „Die Schließung des Gastrulamundes geht von dessen vorderem Rande aus, während der hintere Rand stets unverändert bleibt. Die Verwachsung der Ränder erfolgt in einer Linie, welche den größeren hinteren Teil der späteren Rückenlinie bildet Der hinterste Rest des Gastrulamundes bleibt als eine kleine, dorsal am Hinterende des Rückens gelegene Oeffnung dann noch lange bestehen.“ Den in diesen Sätzen beschriebenen „Modus der Gastrulaschließung“ bezeichnete Hatschek mit Recht als „den einfachsten, mechanischen Prozeß, durch welchen die eine Form des Urmundes in die andere übergeführt werden könne“.

Auch Davidoff (L. K. III [1], 1891) ist in seiner Arbeit über die Entwickelung der Distaplia zum Schluß gekommen, „daß die Rückenorgane der Ascidien und des Amphioxus aus zwei seitlich symmetrischen, anfangs durch die ganze Breite des Blastoporus voneinander entfernten Anlagen entstehen, welche in der dorsalen Medianlinie immer näher aneinander rücken und vorn zuerst, später in der ganzen Medianlinie des Rückens zur Vereinigung kommen“.

Der Hypothese von Hatschek bin ich (L. K. IV, 1892) gleichfalls beigetreten, gestützt auf Untersuchungen an Amphibienembryonen und auf vergleichende Erwägungen, welche auf p. 707 dieses Handbuches besprochen sind; ich halte sie auch jetzt noch für die wahrscheinlichste trotz des Widerspruches, den Rabl (L. K. III [1], 1896, p. XVI), Lwoff, Sobotta, Klaatsch, Garbowski dagegen erhoben haben (siehe L. K. III [2]).

Sobotta (L. K. III [2], 1897) und andere Forscher verlangen, daß wenn die Ansicht von Hatschek richtig ist, man die Verwachsung des Urmundrandes noch an einer Nahtlinie erkennen müsse und daß „hauptsächlich an Querschnitten durch den hinteren Teil der Gastrula dicht vor dem Urmund diese Naht in Gestalt einer beide Keimblätter durchsetzenden Linie oder eines feinen Spaltes sichtbar sein müßte“.

Dem Einwurf kann aber immer entgegnet werden, daß die Nahtlinie sich der Beobachtung entzieht, weil die Verwachsung nur sehr allmählich erfolgt, weil sie nur eine kleine, von wenigen Cylinderzellen gebildete Strecke des Urmundrandes betrifft und weil der Verschmelzung in der Nahtlinie nach kurzer Zeit eine Abtrennung des äußeren von dem inneren Keimblatt auf dem Fuße folgt. Eine Untersuchung dieser Verhältnisse an Querschnittserien hätte auch dann nur einige Aussicht auf Erfolg, wenn sie an isolierten, richtig orientierten Gastrulae ausgeführt würde, was auf Schwierigkeiten stößt und bis jetzt noch von keinem Forscher vorgenommen worden ist. Morgan (Kap. III 2, 1900) diskutiert die verschiedenen Möglichkeiten wie der Urmund sich verengern und seine Lage verändern könne, ohne aber für eine derselben entscheidende Beobachtungen beibringen zu können.

Zur Zeit liegt also die Frage so, daß beim Amphioxus ein sicherer Beweis für die exzentrische Verwachsung noch fehlt, wie denn auch Hatschek von vornherein seine Ansicht nur als eine Hypothese bezeichnet

hat. Das Gleiche gilt aber mit Fug und Recht auch für die ebenfalls ganz unbewiesene Annahme, daß der Urmundschluß konzentrisch erfolge, oder in der von RABL vermuteten Weise (l. c. p. XVI). Ueberhaupt ist für diese Entscheidung Amphioxus wohl ein weniger geeignetes Material, als andere Wirbeltiere, auf welche später eingegangen werden wird.

Die Angabe HATSCHEK's, daß der hintere ventrale Rand des Urmundes immer durch die Anwesenheit zweier großer Zellen, die er Polzellen des Mesoderms nennt, ausgezeichnet sei, hat durch andere Forscher, wie WILSON, LWOFF und SOBOTTA, keine Bestätigung gefunden.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung nehmen aus den 2 Keimblättern der Gastrula fast gleichzeitig 4 bleibende, wichtige Organe ihren Ursprung: das centrale Nervensystem, das mittlere Keimblatt mit den Ursegmenten, die Chorda und das Darmrohr. Da die 4 Entwickelungsprozesse auf das innigste ineinander greifen, müssen sie im Zusammenhang betrachtet werden, wobei wir mit der Bildung des Nervenrohres beginnen wollen.

Wie schon oben erwähnt, wird die Rückenfläche der Gastrula, welche nach der Hypothese von HATSCHEK durch Verschmelzung der Urmundränder entstanden ist, abgeplattet (Fig. 251) und dadurch von der gekrümmten Bauchgegend unterscheidbar. In ihr sondert sich ein breiter Streifen von vorn nach hinten als Nerven- oder Medullarplatte (Fig. 252 *mp*) ab, indem in ihrem Bereich die Zellen etwas höher werden, seitlich von ihr sich dagegen etwas abplatten und als Hornblatt (*hb*) bezeichnet werden.

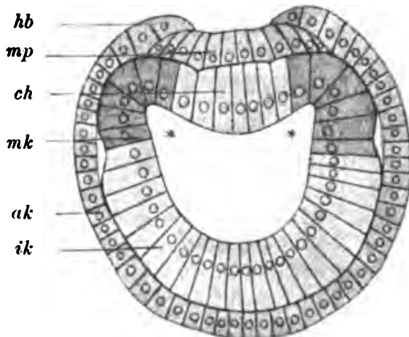


Fig. 252. Querschnitt von einem Amphioxusembryo, bei welchem sich das erste Ursegment bildet. Nach HATSCHEK. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *hb* Hornblatt. *mp* Medullarplatte. *ch* Chorda. * Ausstülpung der Urdarmhöhle.

Auf einem nächsten Stadium senkt sich die Nervenplatte nach dem Urdarm zu als Rinne ein, wobei sich ihre Zellen, die Geißeln tragen und flimmern, verlängern, keilförmig werden und den Zusammenhang mit den flacheren Elementen des Hornblattes verlieren. Letztere (Fig. 252 *hb*) beginnen sich von links nach rechts her über die Ränder der Rinne herüberzuschieben, sie allmählich vollständig zu überwachsen und eine dünne Deckplatte herzustellen, durch welche die Rinne zu einem engen Kanal geschlossen wird (Fig. 254). Die Ueberwachsung beginnt von hinten am vorderen Ende des Urmundes und schreitet nach vorn vor, wo sich indessen noch längere Zeit eine weite Oeffnung erhält, der Neuroporus (Fig. 253 *N*). Auf einem noch vorgerückteren Stadium krümmt sich die Nervenrinne mit ihren Seitenwänden noch mehr zusammen (Fig. 256 *mp*), senkt sich nach den Urdarm zu ein und wandelt sich durch Zusammenneigen und Verwachsen ihrer Ränder unter der Decke des Hornblattes zu einem Rohr um (Fig. 257). Auch hierbei schreitet die Verwachsung von hinten nach vorn vor.

Da der Urmund das hintere Ende der Rückengegend einnimmt, wird seine Umgebung auch mit in die Differenzierung der Nerven-

platte hineingezogen, wenn diese sich von vorn nach hinten vergrößert. Auf diese Weise wird der Rest des Urmundes von einer Art Nervenring umgeben und wird später, wenn die Medullarplatte sich auch hier zu einem Rohr schließt, in sein hinteres Ende mit aufgenommen, wo er längere Zeit eine Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr darstellt (Fig. 253). Beide zusammen bilden einen aus zwei Schenkeln bestehenden Kanal, dessen Form sich einem Heber vergleichen läßt. Die Umbiegungsstelle der beiden Schenkel des Hebers oder der Urmund-

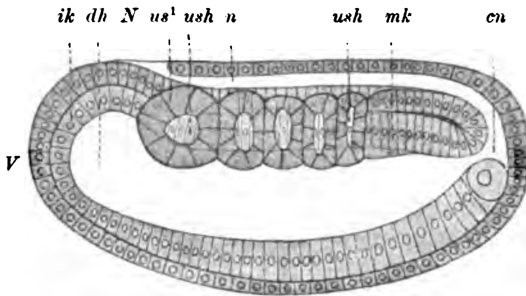


Fig. 253. Optischer Längsschnitt durch einen Amphioxusembryo mit fünf Ursegmenten. Nach HATSCHEK. *V* vorderes, *H* hinteres Ende. *ik*. *mk* inneres, mittleres Keimblatt. *dh* Darmhöhle. *n* Nervenrohr. *cn* Canalis neurentericus. *us*¹ erstes Ursegment. *ush* Ursegmenthöhle.

teil, welcher die Verbindung zwischen Rückenmark und Darm vermittelt, heißt Canalis neurentericus (*cn*), eine morphologisch sehr wichtige Bildung, welche uns auch in der Entwickelung der übrigen Wirbeltiere wieder begegnen wird.

Den Veränderungen an der Oberfläche geht eine Reihe von Erscheinungen am inneren Keimblatt parallel, welche sich an Querschnitten leicht verfolgen lassen. Dadurch, daß bei der Bildung der Nervenrinne die Decke der Gastrula in die Urdarmhöhle hinabgedrückt wird, entstehen zu beiden Seiten eines median vorspringenden Kieles zwei Ausbuchtungen des Urdarmes, die Cölomtaschen (Fig. 252 u. 254 *lh*) oder die Mesodermfalten HATSCHEK's. Sie grenzen sich bald auch nach abwärts besser ab, weil an der Seitenwand der Gastrula, etwas über ihrer Mitte, sich das innere Keimblatt vom äußeren, dem es sonst dicht angeschmiegt ist, etwas abhebt und eine kleine Falte liefert, die wir fortan mit dem Namen der Urdarmfalte (*df*) belegen wollen. Der zwischen beiden Cölomtaschen befindliche, als Kiel nach unten vorspringende Streifen des inneren Keimblattes (*ch*) liefert das Zellenmaterial für die spätere Chorda dorsalis und kann daher als Chordaanlage (*ch*) bezeichnet werden. Die Wandung der Cölomtasche besteht aus Zellen, die sich durch geringere Größe von den hohen Cylinderzellen der übrigen Urdarmwand auszeichnen (LWOFF). Somit läßt sich jetzt am inneren Keimblatt eine neue wichtige Anlage unterscheiden, das mittlere Keimblatt (*mk*), (Mesoblast oder Mesoderm). Der von ihm umschlossene Hohlraum wird zur Leibeshöhle (*lh*). Der übrige größere Teil des Urdarmes kann, nachdem sich die Cölomtaschen von ihm abgesondert haben, der sekundäre Darm (*dh*) heißen.

Nur kurze Zeit bleiben beim Amphioxus die Cölomtaschen in der beschriebenen Weise bestehen; bald lassen sie neue Bildungen, die Ursegmente, aus sich hervorgehen, und zwar durch Faltungsprozesse, die, am Kopfende beginnend, sich vielfach in der gleichen Weise von vorn nach hinten wiederholen (Fig. 255). In geringer

Entfernung vom Kopfende der Cölomtasche beginnt ihre Wand eine zur Längsachse des Embryos quer gestellte Falte zu bilden, welche von oben her nach abwärts in die Leibeshöhle und von der Seite her

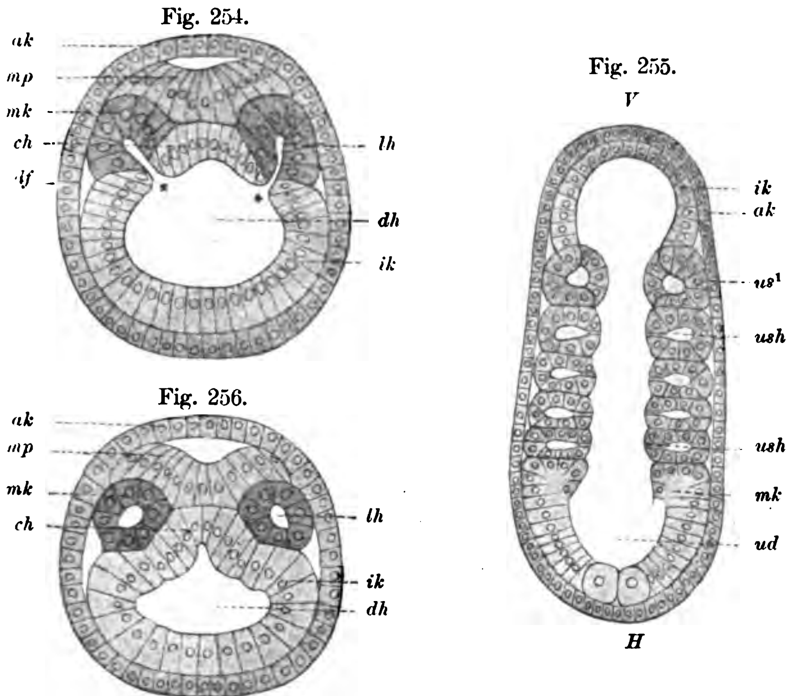


Fig. 254. Querschnitt von einem Amphioxusembryo, an welchem das fünfte Ursegment in Bildung begriffen ist. Nach HATSCHEK. *ak, ik, mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle oder Ursegmenthöhle (*ush* der Fig. 255), *df* Urdarmfalte. * Eingang in die Coelomtaschen.

Fig. 255. Amphioxusembryo mit fünf Paar Ursegmenten, im optischen Durchschnitte vom Rücken gesehen. Nach HATSCHEK. Es sind die Oeffnungen der Ursegmenthöhlen in die Darmhöhle, welche bei tieferer Einstellung zu sehen sind, angedeutet. *V* vorderes, *H* hinteres Ende, *ak, ik, mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt, *us*¹ erstes Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle, *ud* Urdarm.

Fig. 256. Querschnitt durch einen Amphioxusembryo mit fünf wohl ausgebildeten Ursegmenten. Nach HATSCHEK. *ak, ik, mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Chordarinne, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

nach der Chordaanlage zu vorwächst. In derselben Weise entsteht alsbald jederseits in geringer Entfernung hinter der ersten eine zweite, hinter der zweiten eine dritte, vierte Querfalte und so fort in demselben Maße, als sich der embryonale Körper in die Länge streckt und sich gleichzeitig die beiden Cölomtaschen nach hinten, nach dem Urmund zu, durch Zuwachs vergrößern. So wird gleich nach ihrer ersten Anlage jede Cölomtasche beim Amphioxus in eine Reihe kleiner, hintereinander gelegener Säckchen zerlegt (Fig. 255 *ush*). Eine Zeit lang bleiben ihre engen Höhlungen durch feine Oeffnungen mit der Urdarmhöhle in Verbindung (Fig. 255), später schließen sie sich, wobei die Ursegmente ihren Zusammenhang mit der Chordaanlage und dem inneren Keimblatt durch Abschnürung vollkommen verlieren (Fig. 256).

Noch vor der vollständigen Abschnürung der Ursegmente beginnt auch die zwischen ihnen gelegene Chordaanlage (Fig 252 *ch*) sich zu verändern; sie krümmt sich in entgegengesetzter Richtung als die Medullarplatte zu der nach abwärts geöffneten Chordarinne ein. Ihre Ränder oder die Chordafalten biegen kontinuierlich in die mediale Wand der Cölomtaschen um (Fig. 254*). Auf dem nächsten Stadium (Fig. 256) löst sich diese Verbindung. Es wachsen jetzt die freien Ränder der Urdarmfalte und der Chordafalte einander bis zur Berührung entgegen und verschmelzen hier, worauf sich der Mesoblastteil jeder Falte vom anderen Faltenblatt, welches den Urdarm begrenzt, durch einen Spalt abtrennt. Auf diese Weise werden einmal die Ursegmente in vollständig geschlossene Säckchen umgewandelt, und zweitens kommt nunmehr die Chordaanlage unmittelbar in die dorsale Wand des sekundären Darmes zu liegen, an welchem sie dorsalwärts gegen die Medullarrinne, resp. gegen das Medullarrohr vorspringt (Fig. 256). Sie wird, wie man häufig zu sagen pflegt, in die dorsale Darmwand eingeschaltet. Hier wandelt sich alsdann die Chordarinne in einen aus 2 Reihen von Zellen aufgebauten Strang um dadurch, daß sich die linke und rechte Wand der Rinne einander nähern und fest zusammenlegen. Doch bald löst sich auch diese Verbindung; die Chordaleiste schnürt sich von der Darmwand bei Embryonen mit 8 Ursegmenten ab, gewinnt eine scharfe untere Begrenzung und wandelt sich in einen ringsum isolierten, auf dem Querschnitt rundlichen Zellenstrang um. Vorübergehend ist sie in die obere Darmwand, wie sich Hatschek ausdrückt, förmlich eingekeilt.

Schließlich wird noch der Chordastrang, indem sich von links und rechts her die Darmzellen nach der Medianebene vorschieben und zu einer Art dorsaler Darmnaht verschmelzen (Fig. 257), ganz von der Begrenzung des Darmlumens ausgeschlossen.

Nach der Darstellung von Hatschek wird von dem Zellenmaterial der ursprünglichen Chordaanlage nur der mittlere Teil für die Chorda selbst verwandt, die seitlichen Teile dagegen werden in die obere Begrenzung des sekundären Darmes mit aufgenommen.

Das Endresultat aller dieser Vorgänge zeigt uns der Querschnitt Fig. 257. Der Urdarm der Gastrula hat sich durch die beschriebenen Faltungsprozesse in mehrere voneinander vollständig getrennte Räume gesondert: in den ventral gelegenen bleibenden Darm und in die dorsal- und lateralwärts von ihm befindlichen Höhlungen der Ursegmente. Dazwischen hat sich noch als stützender Stab die Chorda eingeschoben, an welche unten der Darm, oben das Nervenrohr angrenzt. Die durch Abschnürung vom Urdarm sich sondernden Zellen, die in den Figuren (254, 256, 257) dunkler schattiert sind und die Ursegmenthöhlen (*lh*, *ush*) begrenzen, bilden das mittlere Keimblatt (*mk*). Seine dem äußeren Keimblatt anliegenden Zellen lassen sich als das parietale Mittelblatt, seine an Nervenrohr, Chorda und Darm angrenzenden Zellen als das viscerale Mittelblatt zusammenfassen.

In ihrer Entwickelung zeigen die vordersten Segmente, welche aus den Cölomtaschen ihren Ursprung nehmen, einige Besonderheiten, mit welchen sich Mac Bride (L. K. III [2], 1898 und 1900) eingehender beschäftigt hat. Mac Bride unterscheidet 1) head cavities, 2) collar cavities, und 3) die eigentlichen Ursegmente oder Somiten. In Bezug auf

die Unterschiede bei ihrer Entwickelung und auf ihr späteres Schicksal wird auf die beiden Abhandlungen verwiesen.

Im weiteren Fortgang der Entwickelung stehen mit der Keimblattlehre noch 3 Reihen von Veränderungen in so innigem Zusammenhang, daß eine Besprechung gleich an dieser Stelle am zweckmäßigsten erscheint: 1) die Ausdehnung der Ursegmente und ihre Sonderung in einen dorsalen und ventralen Abschnitt, von welchen letzterer die Leibeshöhle einschließt, 2) das Verhalten der bisher differenzierten Organe beim Längenwachstum des Körpers, 3) das Schicksal des Canalis neurentericus und die Bildung von After und Schwanz.

Fig. 257.

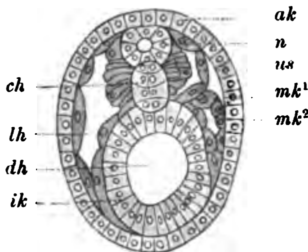


Fig. 258.

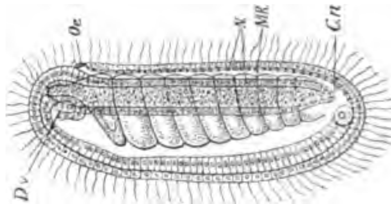


Fig. 257. Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxusembryos mit elf Ursegmenten. Nach HATSCHEK. *ak, ik, mk,* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *dh* Darmhöhle. *n* Nervenrohr. *us* Ursegment, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle.

Fig. 258. Amphioxuslare mit 9 Ursegmenten im optischen Längsschnitt. Ursegmente und vorderes Darmdivertikel sind eingezeichnet. Nach HATSCHEK, Fig. 50.

Was den ersten Punkt betrifft, so breiten sich die Ursegmente zwischen äußerem und innerem Keimblatt von oben nach unten immer weiter aus, wie die Vergleichung der Durchschnitte Fig. 256 und 257 oder die Vergleichung der seitlichen Ansicht zweier Embryonen mit 5 und 9 Ursegmenten lehrt (Fig. 253 und 258). Endlich treffen sie ventralwärts in der Medianebene zusammen und erzeugen hier durch Vereinigung ihrer Wandungen eine dünne, aus 2 Zellenblättern gebildete Lamelle, ein ventrales Darmgekröse oder Mesenterium, welches sich zwischen Darmwand und Rumpfwand ausspannt. Es ist wichtig, weil in ihm bald auch die ersten Anlagen der Blutgefäße sichtbar werden.

Bisher sind die hintereinander gelegenen Ursegmente durch dünne Zellhäutchen, die den Dissepimenten der Anneliden vergleichbar sind, voneinander getrennt, wodurch die Höhle zwischen Darm- und Rumpfwand in ebenso viele Abschnitte zerfällt. Hierin erfolgt in dieser Periode auch ein allmählicher Wandel, indem die Dissepimente in der ventralen Körperhälfte einreißen und rückgebildet werden, so daß sich die einzelnen Höhlen zu einer einheitlichen Leibeshöhle verbinden. Nur die dorsalen Abschnitte der Ursegmente erhalten sich zu beiden Seiten von Chorda und Rückenmark getrennt, wie sie sich auch später noch vom ventralen einheitlich gewordenen Abschnitt der mittleren Keimblätter (der Seitenplatte der übrigen Wirbeltiere) vollständig ablösen. Sie können jetzt als sekundäre Ursegmente bezeichnet werden. HATSCHEK nennt sie Urwirbel, ein Name, den ich für unzweckmäßig und irreführend halte, da die Hauptleistung der fraglichen Ge-

bilde die Entwickelung der quergestreiften Körpermuskulatur ist und da zumal beim Amphioxus eine Wirbelbildung am Achsenskelett überhaupt nicht stattfindet.

Nach der obigen Darstellung ist die Leibeshöhle von den Höhlungen der Ursegmente abzuleiten, welche selbst wieder als Teile der Urdarmhöhle genetisch aufzufassen sind. Daher wurde Amphioxus nebst den Wirbeltieren überhaupt von Oscar und Richard Hertwig (A. L. I. 1881) zur Gruppe der Enterocölier gestellt.

Gegen diese Deutung und Auffassung von der Genese der Leibeshöhle hat Lwoff (L. K. III [2], 1892, p. 740) auf Grund eines meiner Ansicht nach sehr wenig stichhaltigen Argumentes polemisiert. Wie Lwoff nämlich in Uebereinstimmung mit den Angaben von Kowalevsky und Hatschek beobachtet hat, schwinden einige Zeit nach Abschnürung der Ursegmente ihre Höhlen, und nur ein undeutlicher Streifen zeigt die Stellen an, wo sie vorher waren. Später treten wieder durch Auseinanderweichen der Zellblätter Höhlungen in den Ursegmenten hervor, die dann unmittelbar in die Leibeshöhle übergehen. Wegen des vorübergehenden Schwundes der Höhle wird Lwoff zu dem Schluß verleitet, daß die Leibeshöhle beim Amphioxus mit den vermeintlichen Urdarmdivertikeln nichts zu thun habe, da sie, wie bei allen Wirbeltieren, durch Auseinanderweichen der Zellen gebildet werde, daß ferner die Mesodermfalten mit ihren Höhlen nur eine „zufällige“ Erscheinung darstellen, der man keine besondere phylogenetische Bedeutung zumuten könne, daß daher eine Enterocölie in Wirklichkeit nicht existiere.

Darauf ist zu erwidern, daß die Bedeutung von Höhlungen im Organismus nach den Zellschichten, von denen sie begrenzt werden, bestimmt wird. Die Pleurahöhle ist ein Hohlraum, der entsteht, wenn parietales und viscerales Blatt der Pleura voneinander entfernt werden: wenn der Hohlraum durch feste Zusammenlagerung der Blätter schwindet, später aber durch Auseinanderweichen wieder sichtbar wird, so wird wohl niemand behaupten, daß jetzt ein „anatomisch“ neuer Hohlraum entstanden sei, obwohl er vorübergehend nicht vorhanden war. Nichts anderes aber behauptet Lwoff von der Leibeshöhlenbildung beim Amphioxus. Wie jeder weiß, bestehen parietales und viscerales Blatt der Cölomtaschen und der Ursegmente, wie überhaupt alle Epithelblätter beim Amphioxus, nur aus einer einzigen Lage von Zellen. Wenn daher ein Hohlraum, der zwischen beiden Blättern der Ursegmente vorhanden war, in einer folgenden Periode schwindet, um in einer dritten wieder aufzutreten, so wird er jedesmal von denselben Zellschichten begrenzt und ist daher dieselbe anatomische Bildung, wie die Pleurahöhle, die man durch Zusammenpressen und Entfernen des visceralen und parietalen Pleurablattes willkürlich zum Schwund bringen und wieder hervorrufen kann.

Kowalevsky und Hatschek sind daher auch beide zu einer anderen Auffassung als Lwoff gelangt. „Jedenfalls“, bemerkt Kowalevsky, „was die Bildung des mittleren Blattes resp. seiner beiden Haut- und Darmplatten überhaupt betrifft, so ist seine Entstehung beim Amphioxus dem ganz ähnlich, was von mir für die Sagitta, Brachiopoden und von Metschnikoff für die Echinodermen bewiesen ist.“ Obwohl es ihm nicht gelungen war, das weitere Schicksal der Urwirbelhöhle zu verfolgen, so hält er es doch für sehr möglich, daß dieselbe zu dem Spalt wird, welcher das Darmrohr mit seinem Peritoneum und Mesenterium von der Leibeswand trennt, also zur Leibeshöhle. Was Kowalevsky nicht bis zu Ende

durch Beobachtung feststellen konnte, hat dann HATSCHEK durch Untersuchung der fehlenden Zwischenstadien bewiesen, nämlich die Entstehung der Leibeshöhle durch Rückbildung der Dissepimente aus den Ursegmenthöhlen, die abgeschnürte Cölomtaschen sind. Mithin ist die Leibeshöhle des Amphioxus ein Enterocöl, und Amphioxus selbst ein Enterocölier.

Als zweiten Punkt, der noch zu besprechen ist, hatte ich das Längenwachstum des Körpers aufgeführt. Von Stunde zu Stunde streckt sich die Larve mehr in die Länge. Dabei tritt jetzt ein für das Wachstum der bisher besprochenen Organe wichtiger Gegensatz zwischen vorderem und hinterem Körperende ein, der sich bis zur Erreichung der vollen Größe erhält. Während vorn die ersten Ursegmente und die Chorda schon angelegt und in weiterer Ausbildung begriffen sind, zeigt der Körperteil dicht vor dem Urmund die einfacheren ursprünglichen Verhältnisse noch lange Zeit erhalten und stellt eine Neubildungszone dar, durch deren Vermittelung das Längenwachstum des Körpers und seiner Organe, der Chorda und des Darmes, und die Neubildung zahlreicher weiterer Ursegmente vor sich geht. Vor dem Urmund findet man immer noch eine Strecke unzerlegten Urdarmes (Fig. 255 *ud*); etwas weiter nach vorn, hinter dem letztgebildeten Ursegment kann man dieselben Veränderungen verfolgen, die oben für das Kopfende schon beschrieben wurden; man sieht die Ausbildung zweier Cölomtaschen und zwischen ihnen, in der Verlängerung der schon strangförmig gewordenen Chorda eine Chordarinne, die etwas weiter nach hinten in eine platte Chordaanlage übergeht.

Infolgedessen lassen sich an Schnittserien durch ältere Embryonen, wenn man in die Neubildungszone gelangt ist, die gleichen Prozesse studieren, die schon früher beschrieben wurden, die Anlage neuer Ursegmente, ihre Abschnürung, die Umwandlung der Chordaanlage in die Chordarinne und der Rinne in die strangförmige Chorda. Dabei geht die Zunahme der Ursegmente sehr rasch vor sich derart, daß ihre Zahl bei einer nur 24 Stunden alten Larve schon etwa auf 17 Paar gestiegen ist. Während hinten die Neubildung fortschreitet, wodurch das Längenwachstum mit bewirkt wird, werden vorn die Ursegmente und die Chorda weiter differenziert, und zwar ist ihre Differenzierung um so größer, je näher am Kopfende sie liegen, also je früher sie entstanden sind. Die Chorda differenziert sich, indem in den plattgedrückten Zellen sich Flüssigkeitsvakuolen ausbilden. Die Ursegmente aber beginnen Muskelfibrillen auszuscheiden, worüber das Nähere das erste Kapitel im III. Bande bringt.

Endlich wäre noch zu erwähnen, daß von einem bestimmten Zeitpunkt an eine Art abgekürzte Entwickelung eintritt; die Cölomtaschen nämlich und ebenso die Chordaanlage schnüren sich von der Wand des Urdarmes ganz ab und bilden dann 3 Zellenstränge, durch deren Vermittelung sich die Sonderung immer neuer Ursegmente und das Längenwachstum der Chorda noch bis in das spätere Larvenleben hinein vollzieht.

Die an dritter Stelle noch zu besprechende Entstehung des Afters ist in ihren Einzelheiten weniger genau erforscht, als bei den Amphibien, Vögeln und Säugetieren. Wie KOWALEVSKY und HATSCHEK in übereinstimmender Weise beschrieben haben, geht sie zu der Zeit vor sich, wo am hinteren Ende die Schwanzflosse als „eine kammförmig ausgezogene Epithelerhebung“ (HATSCHEK) angelegt wird (Fig. 259 *l. Fl*). Zu dieser

Zeit löst sich der Zusammenhang, der nach hinten vom undifferenzierten Chordaende zwischen Nervenrohr und Darmrohr bestand und als Canalis neurentericus früher beschrieben wurde. Vorübergehend umfaßt noch nach der Trennung das Nervenrohr die Chorda hakenförmig (Fig. 259), rückt aber bald beim weiteren Wachstum der Larve und mit der Ausbildung der Chorda ganz auf ihre obere Seite, wo es noch lange die Form „einer kleineren Blase behält" (Kowalevsky A L. III [1], 1877, p. 185). Das Darmrohr aber gewinnt bei diesen Veränderungen eine unter der Flosse gelegene Oeffnung nach außen, den After (Fig. 259 *A*). Daß der After vom letzten Rest des Urmundes abstammt, ist nach den Befunden bei Amphibien (s. p. 764) wahrscheinlich, für den Amphioxus jedoch noch nicht nachgewiesen. Hatschek (A. L. III [1], 1881, p. 79) spricht nur von einem Durchbruch des Afters und faßte ihn daher wohl früher als eine vollkommene Neubildung auf.

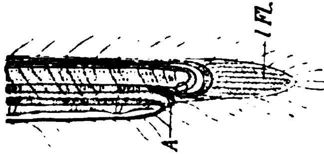


Fig. 259. Hinterende einer Larve von Amphioxus, an welcher die 2. Kiemenspalte eben durchgebrochen ist. Nach Hatschek, Fig. 66.

Die Keimblätter der Cyclostomen.

(Petromyzonten und Myxinoiden.)

Zwischen Petromyzonten und Myxinoiden bestehen in ihrer Entwickelung so tiefgreifende Unterschiede, daß eine getrennte Besprechung notwendig wird.

Unter allen Wirbeltieren bieten wohl die Petromyzonten in der Anlage ihrer Keimblätter die meisten Anknüpfungspunkte an die beim Amphioxus beobachteten primitiven Verhältnisse dar, während sie in anderer Richtung einen Uebergang zu den Ganoiden und Amphibien vermitteln. Wie bei diesen gehört ja auch bei ihnen das Ei dem holoblastischen Typus an und macht eine totale, aber inäquale Furchung durch. Leider sind die Eier der Petromyzonten, von denen man sich, wie bei den Amphibien, durch Vornahme der künstlichen Befruchtung leicht vollständige Entwickelungsserien verschaffen kann, keine sehr dankbaren Untersuchungsobjekte. Die Zellen sind mit kleinen, außerordentlich stark das Licht brechenden Dotterkörnern durch und durch erfüllt, wodurch die scharfe Abgrenzung der Zellen und Keimblätter gegeneinander beeinträchtigt wird. Bei der Kleinheit der Eier erhält man in einer Serie neben vielen Schnitten, die schräg zur Oberfläche der Keimblätter geführt sind, nur eine geringe Anzahl reiner Querschnitte, von welchen man allein eine einigermaßen deutliche Abgrenzung der Keimblättter gegeneinander erwarten kann.

Mit der Entwickelung der Petromyzonten hat sich schon eine größere Anzahl von Forschern beschäftigt, Max Schultze (A. L. III [2], 1856), Owsjannikow (A. L. III [2], 1870), Calberla (L. K. III [3], 1877,) Nuel (A. L. III [2], 1881), Scott (A. L. III [2], 1882), Shipley (A. L. III [2], 1887) und endlich Kupffer (A. L. III [2], 1890) und Goette (A. L. III [2] 1890).

M. Schultze entdeckte in seiner von der holländischen Societät zu Harlem gekrönten Preisschrift die Entwickelung von Urmund und Urdarm der Petromyzonten, welche er noch als Rusconi'schen After und

Nahrungshöhle bezeichnete und den entprechenden Bildungen der Amphibien verglich. Calberla beschrieb zuerst genauer die Entstehung der Chorda und des Rückenmarkes, das hier aus einer strangförmigen Anlage ohne Centralkanal hervorgeht. Die genauesten Angaben über die Entwickelung der Keimblätter verdanken wir Kupffer und Goette, über welche namentlich der letztere in einer größeren Monographie mit vielen Abbildungen handelt.

Als Ausgangspunkt unserer Darstellung nehmen wir die Keimblase vor Beginn der Gastrulation. Infolge inäqualer Furchung besteht dieselbe in ähnlicher Weise wie bei den Amphibien in ihrer einen Hälfte aus großen, vielfach übereinander liegenden vegetativen Zellen, in ihrer anderen Hälfte aus kleinen animalen Zellen, welche anfangs in 2—3, später in einer einfachen Lage nebeneinander angeordnet sind. Die große Keimblasenhöhle liegt exzentrisch; ihre dünne Decke geht allmählich durch Vermittelung der Randzone, welche aus mehreren Schichten animaler Zellen besteht, in den verdickten Boden über. An einer Stelle der Randzone tritt etwa 50—60 Stunden nach der Befruchtung eine quere, halbmondförmige Furche auf, welche nach der späteren Rücken- und Kopfseite des Eies zu von einer wulstigen Lippe begrenzt wird. Teils durch Einstülpung, teils durch Umwachsung wird die vegetative in die animale Hälfte der Keimblase ganz aufgenommen. Bei der Betrachtung des lebenden Objektes kann man diesen Vorgang zum Teil verfolgen, weil die animale Blasenhälfte sich durch eine intensivere weiße Farbe vor der vegetativen, mehr gelb gefärbten Hälfte auszeichnet. Dabei erhebt sich der Rand der Einstülpungsöffnung helmartig und rückt über die untere gelbliche Hälfte vor. Wenn die Einstülpung der letzteren beendet ist, hat das Ei wieder eine ovale oder birnförmige Gestalt angenommen und ist mit einer rundlichen Einstülpungsöffnung oder einem Urmund versehen welcher Kopfwärts von einer wallartig vorspringenden Lippe begrenz wird, nach hinten dagegen allmählich verstreicht (Fig. 263, 264 *GM*).

An Durchschnitten, welche auf verschiedenen Stadien der Gastrulation senkrecht zur Urmundlippe, also in sagittaler Richtung, durch das Ei hindurchgelegt werden, läßt sich verfolgen, wie die oben beschriebene Rinne allmählich tiefer in die verdickte Zellenmasse unterhalb der Randzone einschneidet und sie nach innen drängt, wie sich

Fig. 260.



Fig. 261.

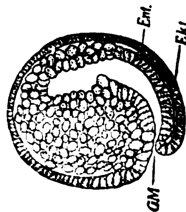


Fig. 262.

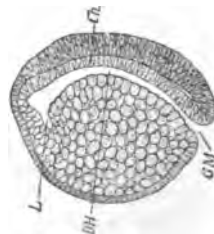


Fig. 260. Medianschnitt durch eine Gastrula von Petromyzon auf einer mittleren Stufe ihrer Ausbildung. Erste Periode nach Goette (1890, Taf. I, Fig 4).

Fig. 261. Medianschnitt durch eine fertige Gastrula von Petromyzon; zweite Periode nach Goette (1890, Taf. I, Fig. 5).

Fig. 262. Medianschnitt durch einen Embryo von Petromyzon am Beginn der Streckung; dritte Periode nach Goette (1890, Taf. I, Fig. 6).

dadurch eine nach der Keimblasenhöhle zu eingestülpte Tasche (Fig. 260 *GH*) bildet, wie diese Schritt für Schritt tiefer wird und die Keimblasenhöhle (*FH*) schließlich ganz verdrängt, indem sich die Wand der Tasche an die animale Hälfte der Keimblase dicht anlegt (Fig. 261 und 262). Aus der inäqualen Keimblase ist jetzt auch eine inäquale Gastrula hervorgegangen. Während bei Amphioxus (Fig. 250) das einstülpte innere Keimblatt überall nur eine einfache Schicht bildet, zeigt es bei Petromyzon entsprechend der späteren Bauch- und Rückenfläche des Embryos sehr erhebliche Unterschiede. Ventralwärts ist es sehr verdickt durch die in einem mächtigen Haufen zusammengelagerten Dotterzellen, welche die Urdarmhöhle bis auf einen engen, dorsalwärts verdrängten Spalt fast vollständig ausfüllen (Fig. 261 und 262). Nach oben verdünnt es sich allmählich und besteht zu Anfang der Gastrulation an der Decke des Urdarmes vorübergehend aus 2 bis 3 Lagen rundlicher Zellen (Fig. 261). Blastula und Gastrula der Cyclostomen sind von Anfang an deutlich bilateral symmetrisch gebaut wie bei den Amphibien, bei denen auf diese Verhältnisse noch ausführlicher eingegangen werden wird. Der Urmund nimmt nach vollzogener Einstülpung des Dotters das hintere, dorsale Ende des Embryos ein.

Die nächste Periode ist durch die gleichzeitig vor sich gehende Entwickelung des Centralnervensystems, der Chorda und des mittleren Keimblattes ausgezeichnet und ergiebt mancherlei Anknüpfungspunkte an die von Amphioxus beschriebenen Vorgänge. Bei Untersuchung der Oberfläche sieht man jetzt die dorsale Seite des Embryos sich innerhalb eines schmalen Streifens abflachen (Fig. 263), und bald darauf in seiner Mitte entsprechend der Medianebene die „Rückenrinne" (*R*) auftreten, welche in geringer Entfernung vom Urmund (*GM*) aufhört und von ihm durch eine quere, wulstförmige Verdickung der vorderen Urmundlippe getrennt wird. Noch etwas später (Fig. 264) erhebt sich

Fig. 263.

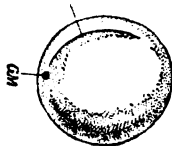


Fig. 264.

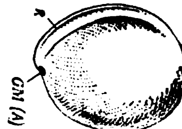


Fig. 263. Embryo von Petromyzon Planeri mit Rückenrinne, die den Blastoporus nicht erreicht. Nach Kupffer (1890, Taf. XXVII, Fig. 13).
Fig. 264. Embryo von Petromyzon Planeri mit Rückenrinne auf der wulstförmigen Embryonalanlage. Nach Kupffer (1890, Taf. XXVII, Fig. 14).
GM Urmund, *R* Rückenrinne.

die Umgebung der Rinne ein wenig über die Oberfläche des Embryos empor, was mit der Anlage des Centralnervensystems zusammenhängt und zur Bildung eines vom Kopfende bis zum Urmund sich erstreckenden schmalen Wulstes führt, der in seiner Mitte die seichte Rinne (*R*) trägt und durch sie halbiert wird.

Wie Querschnitte lehren, entwickelt sich das Rückenmark nach einem Modus, der von dem gewöhnlichen Hergang bei Amphioxus und den meisten Wirbeltiern erheblich abweicht und sich nur bei den Knochenfischen wiederfindet. Im Bereich der Rückenrinne wird das einschichtige äußere Keimblatt etwas verdickt (Fig. 265 und 266) und später in einen soliden Medullarstrang umgewandelt, der kielartig nach dem Urdarm zu vorspringt (Fig. 267 *n*). Nach einiger Zeit löst sich der Medullarstrang vom äußeren Keimblatt ab und kommt so als isolierte Anlage unter die Oberhaut zu liegen. Wie Goette, Calberla und

KUPFFER gezeigt haben, ist der bei Cyclostomen und Teleostiern beobachtete Modus der Anlage des Nervenrohres leicht von dem gewöhnlichen Hergang abzuleiten. Anstatt einer nach außen hervortretenden Faltenbildung des Ektoderms mit einer offenen und breiten Medullarfurche handelt es sich hier um eine nach innen gerichtete Faltenbildung, wobei die freien Oberflächen der Faltenblätter fest aufeinander gepreßt werden. Wie KUPFFER (1890) bemerkt, „ist hier die Falte des Ektoderms eine geschlossene, indem beide Blätter median in Kontakt miteinander sind. Die mediane Kontaktfläche entspricht der offenen Medullarfurche bei anderen Klassen“. Erst auf einem erheblich weiter vorgerückten Stadium tritt in dem solid angelegten Medullarstrang ein enger, später sich ausweitender Centralkanal hervor. Er entsteht nach obiger Erklärung einfach in der Weise, daß die bei der „geschlossenen Einstülpung“ aufeinander gepreßten Flächen der 2 Epithelwände auseinander weichen und dadurch erst die Höhle hervortreten lassen, die bei dem gewöhnlichen Modus der Faltenbildung von Anfang an vorhanden ist.

Unter der nach dem Urdarm zu kielförmig vorspringenden Anlage des Centralnervensystems verändert jetzt auch das innere Keimblatt seine Beschaffenheit genau in gleicher Weise wie beim Amphioxus. Das am Anfang dicke innere Keimblatt (Fig. 260) verdünnt sich und wandelt sich in eine einfache Lage fest zusammenschließender Cylinderzellen um (Fig. 261 u. 262), in die Chordaanlage, welche der unteren Fläche des Medullarstrangs fest anhaftet und durch ihn nach abwärts, wie beim Amphioxus, herabgedrängt wird (Fig. 265—267 *ch*). Die

Fig. 265.

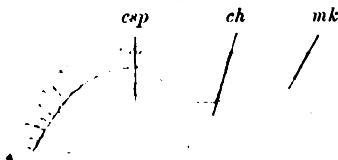


Fig. 266.

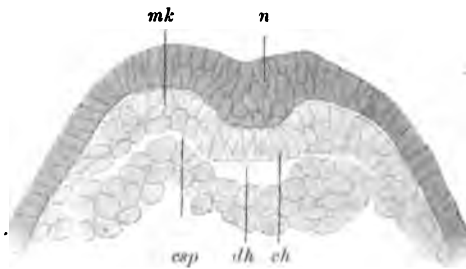


Fig. 267.

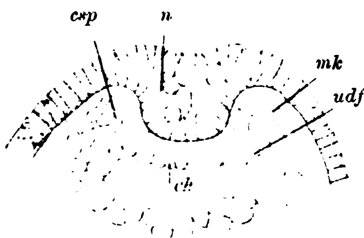


Fig. 265. Querschnitt durch einen mit Medullarrinne versehenen Embryo von Petromyzon fluv. der zweiten Periode nach GOETTE (1890, Taf. II, Fig. 22). *ch* Chorda. *mk* mittleres Keimblatt. *csp* Cölomspalte.

Fig. 266. Querschnitt durch die Vorderhälfte des Rumpfes eines Embryos von Petromyzon fluv. der dritten Periode nach GOETTE (1890, Taf. II, Fig. 26). *n* Nervenstrang. *dh* Darmhöhle. Andere Bezeichnungen wie oben.

Fig. 267. Querschnitt durch einen Embryo von Petromyzon fluv. der vierten Periode nach GOETTE (1890, Taf. III, Fig. 31). Bezeichnungen wie in Fig. 263 und 264. *udf* Urdarmfalte.

zu beiden Seiten von den Anlagen der Chorda und des Medullarstranges gelegenen Zellen des inneren Keimblattes sind durchschnittlich etwas kleiner als weiter ventralwärts und bilden zwei Streifen, die

nach oben etwas vorspringen. Sie werden zum mittleren Keimblatt und sind daher von Goette als die Mesodermplatten bezeichnet worden (Fig. 265—267 *mk*). Sie lassen sich in den Figg. 265 u. 266 von der Zellenmasse, die später zum sekundären inneren Keimblatt wird, nach abwärts noch nicht scharf abgrenzen, wie denn überhaupt die Querschnittsbilder, welche aus verschiedenen Stadien der Entwickelung des mittleren Keimblattes von Scott, Shipley und in besonders großer Anzahl von Goette abgebildet worden sind, schärfere Abgrenzungen zwischen den sich differenzierenden Teilen vermissen lassen. Es hängt dies mit der schon oben erwähnten, ungünstigen Beschaffenheit des Untersuchungsobjektes für Herstellung klarer Demonstrationspräparate zusammen. Wenn auch dadurch die Deutung der Entwickelungsvorgänge erheblich erschwert wird, so läßt sich doch immerhin an manchen Merkmalen erkennen, daß sie sich im allgemeinen in ähnlicher Weise wie beim Amphioxus abspielen und auf das dort festgestellte Schema zurückführbar sind. Selbst Goette, welcher sonst die Lehre von der Entstehung des mitteren Keimblattes aus Cölomtaschen bekämpft, sieht sich zu der Bemerkung veranlaßt, „es läßt sich nicht leugnen, daß die Mesodermbildung von Amphioxus sehr bedeutsame Uebereinstimmungen mit derjenigen von Petromyzon und anderen Wirbeltieren enthalte“.

Eine Uebereinstimmung zwischen Petromyzon und Amphioxus läßt sich in folgenden Punkten erkennen, wobei wir uns auf die Darstellung und Abbildungen von Goette und Kupffer stützen. Erstens läßt sich in den Figg. 265, 266 und 267 die unter der Chordaanlage (*ch*) gelegene kleine Urdarmhöhle nach beiden Seiten in unregelmäßig gestaltete Hohlräume (*csp*) verfolgen, welche in die zur Anlage des mittleren Keimblattes bestimmten kleinzelligen Massen eindringen und daher den Cölomtaschen des Amphioxus (Fig. 254) entsprechen. Goette bestreitet diese Deutung; er läßt die seitlichen Hohlräume, die er Submesodermalspalten nennt, nicht in, sondern unter seinen Mesodermplatten liegen, also Derivate der Keimblasen- und nicht der Urdarmhöhle sein. Dagegen sprechen aber, abgesehen von der gleich zu erwähnenden Untersuchung Kupffer's, nicht nur einige der von Goette selbst gegebenen Abbildungen, sondern noch ein zweiter Umstand, welchen auch Goette als eine offenbare Uebereinstimmung mit Amphioxus anerkennt. Die Chordaanlage (Fig. 265, 266 267 *ch*) nämlich geht an ihren beiden Seiten durch Vermittelung keilförmiger Zellen unmittelbar in die oberste, 1—2 Zellen dicke Lage der Mesodermplatten (*mk*) über, welche sich über den vorhin erwähnten Hohlräumen befinden. Goette legt auf die Feststellung dieses Verhältnisses Gewicht, er bezeichnet den Uebergang der aufgebogenen Chordaränder in die Mesodermplatten, welche sich eben vom Entoderm abzuspalten beginnen, als einen vollkommenen und nennt wiederholt die Chordaanlage mit den zu ihren beiden Seiten gelegenen Teilen „eine ununterbrochen zusammenhängende und nur 3-fach ausgebogene Platte“. Nun findet beim Amphioxus (Fig. 254) ein kontinuierlicher Uebergang der Chordaanlage nur in das parietale Blatt des mittleren Keimblattes statt, während das viscerale Blatt außer Kontinuität mit ihm steht. Somit hätten wir nach den Grundsätzen der vergleichenden Anatomie in den seitlichen Abschnitten der 3-fach ausgebogenen Platte auch nur das parietale Blatt des mittleren Keimblattes zu erblicken, sowie in den darunter gelegenen Hohlräumen

nicht „submesodermale Spalten“, wie GOETTE angiebt, sondern Urdarmdivertikel, die nach unten noch von einer Lage Zellen begrenzt werden, die als viscerales Blatt sich erst später von der Masse der Dotterzellen schärfer absetzen.

Ferner stimmt mit der Entwickelung des Amphioxus auch der weitere Verlauf bei Petromyzon überein. Denn die Chordaanlage krümmt sich hier ebenfalls zu einer Rinne zusammen und zu einem Zellenstrang, der sich von den „Mesodermplatten“ ganz abtrennt und vorübergehend in die Decke des Darmrohres eingeschaltet ist (Fig. 268).

Fig. 268.

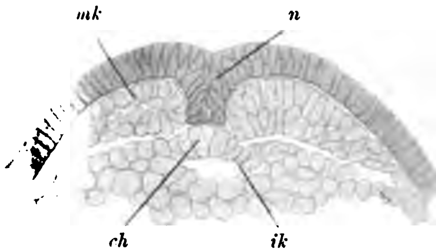


Fig. 269.

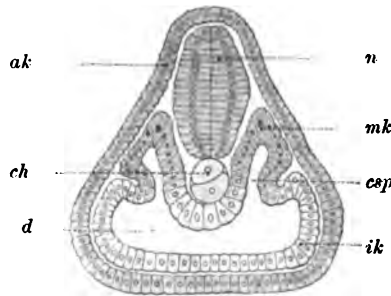


Fig. 268. Querschnitt durch die Mitte des Rumpfes eines Embryos von Petromyzon fluv. der dritten Periode nach GOETTE (1890, Taf. II, Fig. 27). Bezeichnungen wie in Fig. 265—267.

Fig. 269. Querschnitt durch den Kopf eines Embryos von Petromyzon Planeri aus der zweiten Periode (nach KUPFFER, 1890, Taf. XXVIII, Fig. 34). Bezeichnungen wie in Fig. 265—267. *d* Darm. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt.

Auch diese Verbindung geht dann bald verloren, indem von links und rechts die Darmblattzellen einander entgegenwuchern und die definitive Decke des Darmes herstellen. In dieser Zeit erhalten auch die Mesodermplatten eine scharfe Abgrenzung nach unten gegen die größeren Dotterzellen durch Auftreten einer scharfen Spalte, ein Vorgang, der sich wohl als eine von der Seite her erfolgende Abschnürung deuten läßt (Fig. 268).

Im Gegensatz zu GOETTE leitet denn auch KUPFFER (1890) das mittlere Keimblatt bei Petromyzon von Cölomtaschen ab. Nach KUPFFER „vollzieht sich der Vorgang verschieden in Kopfregion und Rumpf. Dort, wo der Darm von Dotterzellen nicht umlagert ist, bildet das Entoderm hohle dorsale Mesodermfalten (Fig. 269 *csp*), wie bei Amphioxus, die sich durch sekundäre Einfaltung abschnüren. Es liegt hier ein völlig klarer Fall von Enterocölie vor. Dagegen könnte man für die Rumpfregion der Meinung sein, daß da ein von dem ersteren wesentlich verschiedener Vorgang abläuft, auf den sich der Ausdruck Schizocölie mit einigem Rechte anwenden ließe. Die beiderseits von den Achsenorganen gelegenen massiven Wülste von Dotterzellen wandeln sich allmählich in Mesoderm um, erhalten einen Cölomspalt und trennen sich von der ventralen Masse der Dotterzellen. Dieser auf den ersten Blick überraschende Unterschied erklärt sich aus der Anwesenheit, resp. dem Fehlen der dem Entoderm zuzurechnenden Dotterzellen in beiden Regionen, dadurch also, daß der Kopfteil mit dem Vorderdarm aus dem Bereiche der Dotterzellen frei hervor-

gewachsen ist. Im Kopf hat der Darm eine einfache, im Rumpf eine geschichtete Wand, indem Dotterzellen seitlich dem Darm aufgelagert sind. So geht dann die offene Mesodermfalte des Darmes im Kopfe allmählich unter Wandverdickung und Abnahme des Hohlraumes in den massiven Mesodermwulst des Rumpfes über. Es sind zwei Modifikationen desselben Prozesses, die in ihren Unterschieden durch das verschiedene Verhalten der Urdarmlichtung und Urdarmwand in Kopf und Rumpf bedingt sind."

In Uebereinstimmung mit Kupffer läßt auch Hatta (L. K. III [3] 1892) im Kopfteil das mittlere Keimblatt aus einer Einfaltung der Urdarmwand angelegt werden.

Was die weiteren Veränderungen betrifft, so breitet sich das mittlere Keimblatt, nachdem es dorsal entstanden ist, zwischen Hornblatt und Dotterzellen allmählich weiter ventralwärts aus, ohne irgend welche Bestandteile von letzteren aufzunehmen, wie Goette auf das bestimmteste behauptet, im Gegensatz zu Scott (A. L. III [2] 1882), der sich Dotterzellen abspalten und zu einem ventralen Mesoderm verbinden läßt. Also auch in diesem Punkt besteht wieder Uebereinstimmung mit Amphioxus.

Dann beginnt die Ursegmentbildung, hinsichtlich derer sich ein wichtiger Unterschied gegenüber dem Amphioxus, dagegen eine Uebereinstimmung mit allen übrigen Wirbeltieren geltend macht. Sie bleibt nämlich bei Petromyzon nur auf die mediale Gegend der mittleren Keimblätter zu beiden Seiten von Chorda und Nervenrohr beschränkt, während die seitlichen Partieen ungegliedert bleiben und sich als Seitenplatten abgrenzen. Die Entwickelung der Ursegmente läßt sich ebenfalls auf einen Faltungsprozeß zurückführen, auf welchen bei den Amphibien noch genauer eingegangen werden wird. Die ersten Ursegmente entstehen in der hinteren Kiemengegend aus der anfangs soliden Mesodermplatte und werden dann hohl; später erfolgt die Quergliederung im Kopfe und im übrigen Rumpfe und zeigt in beiden Regionen eine geringe Verschiedenheit. Im Kopf hat sich schon vor der Ursegmentgliederung das mittlere Keimblatt in parietales und viscerales Blatt gespalten. Infolgedessen haben vorn die Ursegmente gleich bei ihrer ersten Anlage kleine Höhlen in ihrem Innern, die Ursegmenthöhlen, welche ventralwärts eine Zeit lang in die Leibeshöhle einmünden. Später wird die Verbindung aufgehoben, indem sich die Ursegmente auch von den Seitenplatten abschnüren. Kaudalwärts dagegen erfolgt die Abtrennung der Ursegmente und der Seitenplatten früher voneinander, als die Leibeshöhle in letzteren sichtbar wird (Goette).

Veränderungen am hinteren Körperende in der Umgebung des Urmundes führen zur Entstehung von Schwanz und After. Schon frühzeitig (Fig. 264) springt die dorsale Urmundlippe „dach- oder kapuzenartig“ nach hinten vor, während die ventrale Lippe nur eine quere wulstige Kante bildet. Wenn man nun zur Zeit, wo der Vorsprung am meisten ausgeprägt ist, einen Querschnitt durch ihn hindurchlegt (Fig. 270), so gewinnt man ein Bild, welches außerordentlich dem später zu besprechenden Querschnitt (Fig. 369) durch den sogenannten Kaudallappen eines Haifischembryos gleicht. Das äußere Keimblatt ist in der Mitte zum soliden Medullarstrang (*n*) verdickt und schlägt sich seitwärts an der seitlichen Urmundlippe in das innere Keimblatt um. An diesem ist eine mittlere, an den Medullar-

strang angrenzende Zellenmasse als Chordaanlage (*ch*) zu unterscheiden, ferner zwei Zellenmassen (*mk*), welche lateral von der Chordaanlage in den Zwischenraum zwischen den beiden Grenzblättern hineingewachsen sind und das mittlere Keimblatt liefern. Derartige Befunde am Schwanzende lassen sich ebenfalls wieder, wie bei den Selachiern, als Cölomtaschen mit aufeinander gepreßten Wandungen deuten.

Infolge der keilförmigen Anlage des Rückenmarkes kommt es bei den Petromyzonten nicht zu einem offenen neurenterischen Kanal, sondern zu einem soliden Strang.

Fig. 270.

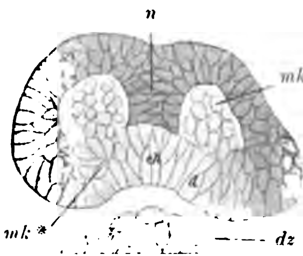


Fig. 271.

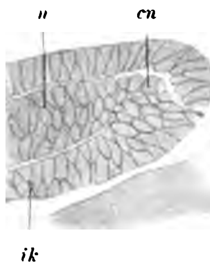


Fig. 272.

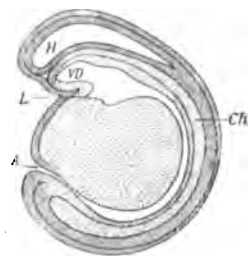


Fig. 270. Querschnitt durch das Schwanzende eines Embryos von Petromyzon der vierten Periode, nach GOETTE (1890, Taf. IV, Fig. 39). *mk* * Stelle, wo das mittlere Keimblatt aus dem inneren Keimblatt, *d*, hervorwächst. *dz* Dotterzellen. Andere Bezeichnungen, wie in Fig. 266—269.

Fig. 271. Medianschnitt durch das Schwanzende von Petromyzon fluv. der vierten Periode, nach GOETTE (1890, Taf. VI, Fig. 72). Der Nervenstrang hängt durch einen Zellstrang, der dem neurenterischen Kanal, *cn*, entspricht, mit dem inneren Keimblatt, *ik*, zusammen.

Fig. 272. Embryo von Petromyzon aus der fünften Periode, nach GOETTE (1890, T. I. Fig. 8).

Aus der dorsalen Urmundlippe entwickelt sich das Schwanzende der Petromyzonlarve (Fig. 271 u. 272) in ähnlicher Weise, wie bei den Amphibien, bei denen der Vorgang eine genauere Besprechung finden wird. Die darunter gelegene Urmundöffnung (*A*) wird später immer enger, geht aber nie ganz verloren und wird zu dem unter der Schwanzwurzel gelegenen After (*A*), was schon von MAX SCHULTZE (A. L. III [2], 1856) erkannt worden ist.

Von den Petromyzonten unterscheiden sich die Myxinoiden in ihrer Entwickelung sehr wesentlich, wie wir durch die schönen Untersuchungen von PRICE (A. L. III [2] 1896), DOFLEIN (A. L. III [2] 1899), namentlich aber von BASHFORD DEAN (A. L. III [2] 1899) wissen. Den drei genannten Forschern glückte es, sich das schwierig zu erlangende Eimaterial von Bdellostoma Stouti auf verschiedenen Stadien zu verschaffen. Die Eier sind beträchtlich große, langgestreckte Cylinder (Fig. 273 - 275), sehr dotterreich, von einer festen Schale eingeschlossen; sie machen eine partielle Furchung durch, ähnlich den meroblastischen Eiern der Teleostier und Elasmobranchier, und bieten dadurch, sowie durch den sich hieraus ergebenden Ablauf der Gastrulation eine fundamentale Abweichung von den Eiern der Petromyzonten dar. Die Keimscheibe entsteht an einem Pol des Cylinders (Fig. 273) und

breitet sich als Keimhaut von hier allmählich über den Dotter aus (Fig. 274 u. 275). Die Gastrulation (Dean 1899, p. 252) beginnt an einer Stelle des Randes, der sich verdickt und bei Flächenbetrachtung als weißer Streifen erscheint. Ein Sagittalschnitt durch die dorsale

Fig. 273.

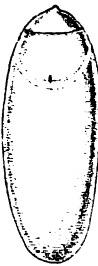


Fig. 274.



Fig. 275.

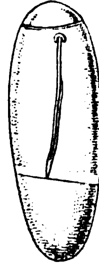


Fig. 273—275. 3 frühe Entwickelungsstadien von Bdellostoma nach Dean (1899, Taf. XVII, Fig. 22, 24, 28).

Fig. 273. Gastrula, welche die erste Anlage des Embryos an der dorsalen Lippe zeigt.

Fig. 274. Junger Embryo, wahrscheinlich von einer ungewöhnlichen Form, da er die Schwanzregion geteilt zeigt. Die Keimhaut umschließt $^1/_3$ der Eioberfläche.

Fig. 275. Die Keimhaut umschließt $^2/_3$ der Eioberfläche. Die ersten Kiemenspalten sind angelegt.

Urmundlippe, welchen Dean von einem schon etwas weiter vorgerückten Stadium abbildet, (Fig. 276) zeigt uns 2 deutlich gesonderte Keimblätter, die am Blastoporus ineinander umbiegen. Das äußere Blatt ist kleinzellig und breitet sich, allmählich dünner werdend, über die vordere Kuppe des Eicylinders aus. Das untere Keimblatt, das von Dean als „Mesentoderm" bezeichnet wird, besteht aus größeren,

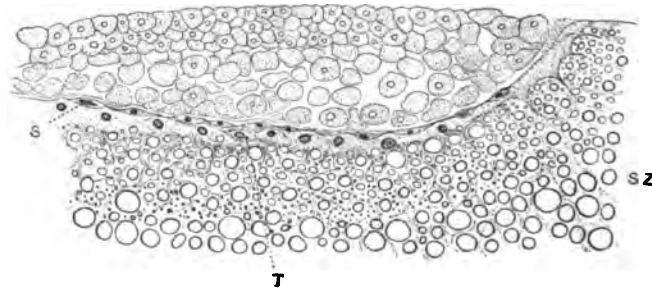


Fig. 276. Sagittalschnitt durch ein Gastrulastadium nach Dean (1899, Holzschnitt p. 252). Es ist nur die dorsale Urmundlippe abgebildet. *S* Zellen an der Oberfläche das Syncytiums (*Sz*), *T* Zellen innerhalb der Lage des Syncytiums.

locker zusammenliegenden Zellen und hört in einiger Entfernung vom Umschlagsrand auf. Es liegt unmittelbar einem Dottersyncytium (*S*) auf, das den Boden des Urdarmes bildet, welcher auf einen kaum sichtbaren Spalt reduziert ist. Das Dottersyncytium oder der Periblast von Dean, läßt 2 Schichten erkennen, 1) eine Lage abgeplatteter, spindeliger Zellen (*S*) und 2) eine dünne Protoplasmaschicht mit eingestreuten Kernen (Merocyten).

In der Anlage des Embryos besteht eine große Uebereinstimmung zwischen Bdellostoma und den Teleostiern. An den Kopfteil, der in der Gegend der ersten Einstülpung gebildet wird (Fig. 273), schließen sich allmählich die übrigen Körperregionen an in demselben Maße,

als sich die Keimhaut über den Dotter weiter ausbreitet (Fig. 274, 275), und bleibt dabei der Embryo mit seinem jeweilig hinteren Ende am Rande des Blastoderms oder an der dorsalen Urmundlippe angeheftet. Eine Vorstellung hiervon giebt uns Fig. 277, in welcher die in Fig. 275 als langer Streifen sichtbare Embryonalanlage (Keimstreifen) bei stärkerer Vergrößerung und auf einem noch etwas jüngeren Stadium abgebildet ist. In der Embryonalachse sind bereits 54 Ursegmentpaare angelegt. An das letzte schließt sich eine kurze undifferenzierte Wachstumszone an, welche gleich in den Keimring übergeht. An der Anheftungsstelle ist eine kleine Einkerbung zu sehen, welche der dorsalen Urmundlippe entspricht. Kurz vor ihr mündet das Rückenmark mit einer kleinen Oeffnung (*Cn*) aus, so daß hier für ein späteres Stadium die Vorbedingung für das Zustandekommen eines echten Canalis neurentericus gegeben ist.

Die Myxinoiden weichen nämlich in ihrer Entwickelung, wie Dean gefunden hat, von den Petromyzonten in sehr auffälliger Weise auch darin ab, daß ihr Centralnervensystem nicht als solider Medullarstrang, sondern unter Entwickelung von Medullarfalten ähnlich wie bei den Amphibien gleich als hohles Rohr angelegt wird.

Dean läßt es in seiner Untersuchung dahingestellt, bis zu welchem Grade der Embryo sich vom Keimring aus durch Verschmelzung der Urmundränder (Konkrescenz) entwickelt. Für eine solche spricht ein in Fig. 274 reproduzierter Fall von Spina bifida, welcher in Dean's Abhandlung auf Taf. XVII, Fig. 24, und Taf. XXI, Fig. 80 abgebildet ist. Weitere Auskünfte hierüber, sowie überhaupt genauere Details über die Embryobildung sind noch vom zweiten in Aussicht gestellten Teil der Untersuchungen von Dean zu erwarten, in welchem die an Serienschnitten gewonnenen Ergebnisse mitgeteilt werden sollen.

Die vollständige Umwachsung des Dotters durch die Keimhaut und der Verschluß des Blastoporus er-

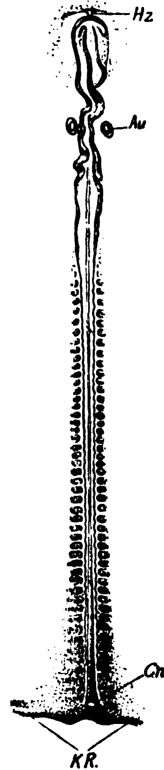


Fig. 277. Embryonalanlage mit etwa 54 Ursegmenten von Bdellostoma von einem Ei, an welchem die Keimhaut den Dotter noch nicht so weit wie in Fig. 275 umwachsen hat (nach Dean 1899, Taf. XXII, Fig. 92). *Au* Hörbläschen. *Hz* Herz. *Cn* Ausmündung des Nervenrohres. *KR* Keimring.

folgt vis-à-vis dem Ort, an welchem die Keimscheibe zuerst angelegt wurde, am vegetativen Pol des cylindrischen Eies (Fig. 275) und tritt erst sehr spät, nämlich zur Zeit ein, wenn die normale Zahl der Kiemenspalten angelegt ist; der ganze Verlanf erinnert ebenfalls sehr an die von Teleostiern bekannten Verhältnisse.

Die Keimblätter der Amphibien [1]).

Für das Studium der Keimblätter bieten die Amphibien wichtige Untersuchungsobjekte dar. Denn sie nehmen eine Mittelstellung ein

1) Da in der Gastrulation und Keimblattbildung die Amphibien. Dipneusten und Ganoiden wegen des geringen Dottergehaltes ihrer sich total furchenden Eier

zwischen den Eiern mit totaler und mit partieller Furchung, zeigen eine typische Blastula und Gastrula und liefern in der Entwickelung des mittleren Keimblattes und der Chorda Befunde, welche einerseits an Amphioxus und die Cyclostomen, andererseits an die Amnioten Anknüpfungen gestatten und so zwischen beiden vermitteln. Dazu kommen noch als weitere Vorzüge, daß von vielen Amphibienarten die Eier sehr leicht zu erhalten sind, daß sie sich auf künstlichem Wege befruchten lassen und gegen alle möglichen Eingriffe außerordentlich widerstandsfähig sind. Daher gehören sie zu den wenigen embryologischen Objekten, welche sich gleich den Eiern der Echinodermen und des Amphioxus zu physiologischen Experimenten vorzüglich eignen und eine gewisse Berühmtheit in dieser Hinsicht erlangt haben. „Experimentelle Kleinodien" nennt sie Oscar Schultze (L. C. III[4], 1900, p. 171).

Nachdem in früheren Jahrhunderten schon Swammerdam (A. L. I 1737), Spallanzani (A L. I 1786), der die künstliche Befruchtung zuerst ausführte, und Rösel von Rosenhof (A. L. I 1758) sich mit der Entwickelung von Frosch und Triton beschäftigt hatten, folgten in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts die wichtigen Untersuchungen von Prevost und Dumas (A. L. I 1824), von Rusconi (A. L. I 1840, A. L. III[7] 1826, 1836, 1854), C. E. v. Baer (A. L. I 1834) und Remak (A. L. I 1850—1855). An Schnittserien wurde die Keimblattbildung bei den Amphibien zum erstenmal genauer untersucht von Goette (L. K. III[4] 1878), dessen Darstellungen sich später Oscar Schultze (L. K. III[4], 1887, 1888) in einer Reihe von Arbeiten im großen und ganzen angeschlossen hat. Oscar Hertwig (L. K. III[1], 1883) machte in einer vergleichenden Studie auf die Uebereinstimmung aufmerksam, welche die Tritonen und Anuren in der Anlage des mittleren Keimblattes und der Chorda mit Amphioxus darbieten, und führte die schon früher in der Cölomtheorie (A. L. I 1881) ausgesprochenen Ansichten weiter aus. Seiner Darstellung stimmte Schwink (L. K. III[4], 1889) fast in allen Einzelheiten bei, während Oscar Schultze und Goette an der älteren Lehre der Abspaltung festhielten. Mit der Frage der Keimblattbildung bei Amphibien beschäftigten sich in England und Amerika Assheton (L. K. III[4], 1894) und Robinson (L. K. III[4]. 1891), Scott (L. K. III[4], 1879), A. Johnson (L. K. III[4], 1884, 1886), in Belgien und Frankreich Bambeke (L. K. III[4] 1868, 1880, 1893), Houssay (L. K. III[4], 1888), Moquin Tandon (L. K. III[4], 1876). Die Entwickelung des Erdsalamanders studierte Grönroos (L. K. III[4], 1898), die Entwickelung der Gymnophionen Sarasin (A. L. III[7], 1885, 1887) und Brauer (A. L. III[7], 1897, 1899). Zu experimentellen Untersuchungen benutzten das Froschei Roux und Born, Oscar Hertwig, Oscar Schultze, Kopsch, Wetzel und Morgan, und faßte letzterer (A. L. II 1897) die hierbei gewonnenen Ergebnisse in einem Lehrbuch zusammen: The development of the frog's egg, an introduction to experimental embryology.

(Längere Zeit nach Abschluß des Manuskripts vom Kapitel III ist

einfachere Verhältnisse als die Elasmobranchier und Teleostier darbieten, folge ich in diesem Kapitel aus Zweckmäßigkeitsgründen der Darstellung nicht der üblichen Reihenfolge der Klassen des Systems der Wirbeltiere, sondere weise ihnen einen früheren Platz bei der Besprechung an. Die Amphibien stelle ich voran, weil sie wegen der leichteren Beschaffung des Untersuchungsmateriales viel gründlicher und häufiger untersucht worden sind, so daß sie die Grundlage für viele allgemeine theoretische Fragen der Keimblattlehre bilden.

eine wichtige, sehr eingehende Untersuchung von BRACHET (L. K. III[4], 1902) über die Entwickelung des Keimblattes von Siredon pisciformis und Rana temp. erschienen. In seinen Deutungen weicht BRACHET mehrfach von der auch im vorliegenden Kapitel gegebenen Darstellung O. HERTWIG's ab. In einem Nachtrag wird auf die wesentlichen Ergebnisse seiner Abhandlung noch eingegangen werden).

Im folgenden soll die Entwickelung der geschwänzten und ungeschwänzten Amphibien gemeinsam und im Anschluß an sie die Entwickelung der Gymnophionen gesondert besprochen werden, wobei uns wieder das Blastulastadium als Ausgangspunkt dienen wird.

Wie bei den Cyclostomen, Accipenseriden und Dipneusten ist die Keimblase der Urodelen und Anuren aus zwei ungleichen Hälften zusammengesetzt, aus einer dünnen Decke, die stets nach oben gekehrt ist, und aus dem Boden der Keimblasenhöhle, der aus größeren, locker zusammenliegenden Dotterzellen besteht. Nach den Angaben von SCOTT und OSBORN (L. K. III[4], 1879), sowie von JORDAN ist bei den von ihnen untersuchten Arten — (JORDAN (L. K. III[4], 1893) untersuchte Diemyctylus iridescens) — die Decke so verdünnt, daß sie wie bei Petromyzon nur aus einer einzigen Lage dicht zusammengefügter, cylindrischer Zellen besteht. Bei Triton taeniatus dagegen ist sie 2 Zellenlagen dick, wie BAMBEKE (L. K. III[4], 1880) und O. HERTWIG (L. K. III[1], 1883) beschrieben haben und wie neuerdings die von RÖTHIG (L. K. III[4], 1901) angefertigten Schnittserien ebenfalls lehren. Erst während der Gastrulation vollzieht sich in diesem Fall eine Verdünnung, indem die tiefer gelegenen Zellen sich zwischen die oberflächlichen hineinschieben, wodurch dann das aus einer einfachen Lage cylindrischer Zellen gebildete äußere Keimblatt zustande kommt.

Bei den Anuren, speciell beim Frosch, ist die Decke der Keimblasenhöhle (Fig. 278) aus mehreren Zellenlagen zusammengesetzt, von welchen die äußerste von kubischen oder niedrig cylindrischen, schwarz pigmentierten, fest aneinander gefügten Zellen gebildet wird und sich schärfer von den darunter gelegenen, mehr polygonalen Elementen absetzt. Nach der genauen Darstellung von SCHULTZE

Fig. 278.



Fig. 279.



Fig. 278. Keimblase von Rana fusca, nach einem Präparat des anatomisch-biologischen Instituts.

Fig. 279. Sagittalschnitt des Eies von Rana fusca mit erster Spur der Urmundanlage, nach OSCAR SCHULTZE. *d* Dotterzellen, die sich an der Decke emporschieben. *h* hintere, dünnere Wand der Keimblase, an welcher die Urmundbildung, *u*, beginnt. *v* vordere, dickere Wand. *rz* Randzone.

(L. K. III[4], 1900, p. 185) ist die Keimblase bilateral symmetrisch gebaut (Fig. 279). Eine Stelle des Daches der Blastula, welche der Eintrittsstelle des Samenfadens entspricht, ist konstant viel dicker (*v*) als die gegenüberliegende Stelle (*h*), an welche sich der Urmund (*u*) anlegt. Sogar auf dem Morulastadium ist die bilaterale Symmetrie schon deutlich wahrzunehmen an einer ungleichen Größe der Zellen. Wie Schultze (1900, p. 182) ausführt, „nimmt auf ein und demselben Parallelkreise die Größe der Zellen von der hinteren Seite des Eies nach der vorderen kontinuierlich zu. Die kleinsten Zellen liegen also bei der Morula auf der hinteren Seite des Eies von dem oberen Pol bis zu dem höchsten Punkt des Pigmentrandes, d. h. über der Anlagestelle des Urmundes. Hier liegt also das auf dem Morulastadium der Lage nach schon erkennbare Material für die zuerst auftretenden Embryonalorgane, vor allem für das Centralnervensystem, auf einen verhältnismäßig kleinen Raum zusammengedrängt."

Der äußere Verlauf der Gastrulation ist am häufigsten und am genauesten an dem zu Experimenten besonders geeigneten Froschei untersucht worden. Die über längere Zeit sich erstreckende Beobachtung an ein und demselben Ei wird am besten in der Weise ausgeführt, daß man es in mäßiger Weise zwischen 2 Glasplatten komprimiert und ein wenig abplattet, um die Drehungen der Kugel in der Gallerthülle zu erschweren und so das Beobachtungsobjekt in eine Zwangs- und Ruhelage zu bringen. Zu dem Zweck wird das Froschei bald nach der Befruchtung auf eine horizontale Glasplatte übertragen, auf welcher sich in wenigen Minuten das weiße Dotterfeld nach abwärts kehrt. Es wird hierauf in geeigneter Weise durch Auflegen einer zweiten Glasplatte ein wenig platt gedrückt und zugleich in seiner Lage festgehalten. Durch den Eingriff wird die weitere Entwickelung nicht gehemmt, sofern man nur mit einiger Vorsicht verfährt. An einem derartig zwischen 2 Objektträgern fixierten Ei kann man die Entwickelung des Urmundes von seinem ersten Auftreten an kontinuierlich verfolgen, indem man von Zeit zu Zeit die nach abwärts gekehrte Fläche, an der sich die fraglichen Entwickelungsprozesse abspielen, nach oben kehrt und unter dem Mikroskop untersucht. Auch kann man mit Tusche Marken auf der Glasplatte anbringen, um die ursprüngliche und die spätere Lage des Urmundes zu bezeichnen. Noch empfehlenswerter ist es, die in geringer Zwangslage befindlichen Eier vollkommen unberührt zu lassen und zum Studium der Veränderungen bei der Urmundbildung von Zeit zu Zeit photographische Aufnahmen der Unterseite mit einem hierfür besonders konstruierten Apparat der Firma Zeiss zu machen, wie es von Oscar Hertwig (L. K. III[4], 1902) geschehen ist.

Man sieht dann, daß die Einstülpung (Fig. 280 C) an einer kleinen Stelle an der unteren Fläche des Eies am Uebergang der Decke in den Boden, der sogenannten Randzone Goette's, also dort auftritt, wo bei Rana fusca das helle Dotterfeld allmählich in den größeren pigmentierten Teil der Oberfläche übergeht; und zwar entsteht sie hier an einer Stelle, an welcher, wie schon oben hervorgehoben wurde, nach den Untersuchungen von Schultze die Wand der Keimblase (Fig. 279) am dünnsten ist. Es erscheint zuerst eine kleine, schwarz pigmentierte, sichelförmige Rinne; sie bezeichnet das vorderste Ende des Urmundes und zugleich das Kopfende des Eies; denn nur in geringer Entfernung vor ihr bildet sich, wie an dem fixierten Ei leicht

festzustellen ist, und auch die Experimente von KOPSCH, WILSON etc. lehren, im weiteren Verlauf der Entwickelung der vordere quere Hirnwulst. Eine auf die Sichelrinne senkrecht errichtete Linie fällt etwa mit der Längsachse des späteren Embryos zusammen.

Vom Ort ihres ersten Ursprunges dehnt sich die rinnenförmige Einsenkung nach links und rechts weiter aus (Fig. 280 A), im Bogen der Randzone GOETTE's folgend und das Dotterfeld umfassend. Bald gewinnt sie die charakteristische Form eines Hufeisens. Seine freien Enden fahren fort, sich durch weitere Ausdehnung der Rinnenbildung

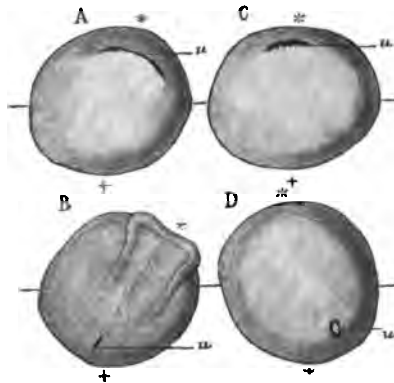


Fig. 280. Zwei Froscheier auf 2 verschiedenen Entwickelungsstadien. (A und C am Beginn der Gastrulation, B und D am Abschluß derselben.) Sie wurden bald nach der Befruchtung zwischen horizontalen Glasplatten komprimiert und dadurch in ihrer Lage fixiert. B älteres Stadium von A, D älteres Stadium von C *u* Urmund, * Kopfende, + späteres hinteres Ende des Eies.

nach hinten zu vergrößern; sie vereinigen sich schließlich an dem hinteren Rande des Dotterfeldes vis-à-vis dem Punkt, wo die Urmundrinne zuerst entstanden war, und schließen das Hufeisen zu einem Ring. Während dieser Vorgänge verändert auch der mittlere, pigmentierte vordere Rand der Rinne, welchen man als vordere Urmundlippe bezeichnet, allmählich seine Lage, wie man bei Anbringung von Marken mit Tusche auf der Glasplatte kontrollieren kann; er wächst von vorn nach hinten über das weiße Dotterfeld hinüber. So kommt es, daß der ringförmig gewordene Urmund, der anfangs weit ist und einen ansehnlichen Teil des Dotterfeldes als RUSCONI'scher Pfropf umschließt, später durch eine von vorn nach hinten sich vollziehende Ueberwachsung des Dotterfeldes (Fig. 280 D) immer enger wird; noch später wandelt er sich in einen kaum wahrnehmbaren Spalt um, der mit der Längsachse des Embryos zusammenfällt (Fig. 280 B).

So wandert gewissermaßen der Urmund am fixierten Froschei, wie sich durch Beobachtung ein- und desselben Objektes feststellen läßt, vom ersten Orte seiner Entstehung, welcher am Kopfende des Eies liegt, allmählich über einen großen Teil der unteren Fläche der Dotterkugel nach dem entgegengesetzten Rande des Dotterfeldes zu und kommt dadurch nunmehr an das spätere hintere Ende des Embryos zu liegen. Bei diesem Vorgang, der sich mit der gleichzeitig stattfindenden Einstülpung von Zellmaterial kombiniert, wird durch Ueberwachsen von seiten der Urmundränder das weiße Dotterfeld in den Urdarm aufgenommen und über ihm der Teil der Gastrulawand hergestellt, welche zum Rücken des Embryos wird. Denn es entstehen hier, wie sich durch weitere Beobachtung der in ihrer Lage fixierten Eier nachweisen läßt, die Medullarwülste (Fig. 280 B). In der Entwickelung des Amphioxus wurde bei der Erörterung der Frage, wie sich der weit angelegte Urmund verengt,

der hier zuerst beim Froschei nachgewiesene Vorgang als der exzentrisch erfolgende Urmundschluß bezeichnet (vergl. p. 715).

Wenn der Urmund zu einem kleinen Loch geworden ist, aus welchem nur noch ein geringer Rest weißen Dotters, der Rusconi'sche Pfropf, hervorsieht, so läßt sich bei äußerer Betrachtung an der späteren Rückenfläche des Eies eine feine, von vorn nach hinten zum Urmundrest verlaufende Furche bemerken, die sogenannte Rückenrinne. Deutlicher als bei den Anuren ist sie noch bei den Urodelen (Fig. 281 A u. B)

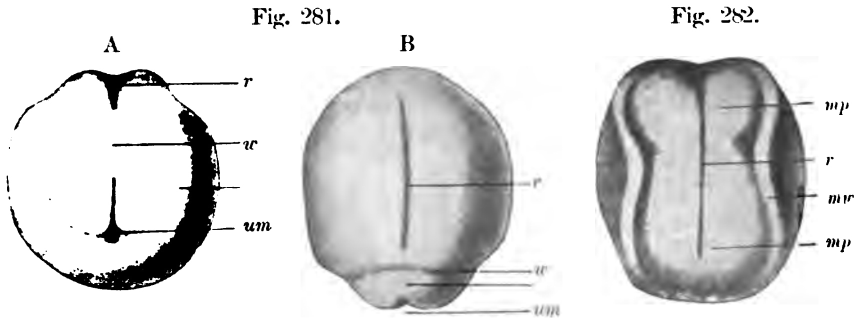


Fig. 281. Zwei Eier von Triton taeniatus mit deutlich entwickelter Rückenrinne, A vom Urmund aus gesehen, B vom Rücken aus gesehen. 53 Stunden nach künstlicher Befruchtung. Nach Hertwig (1883, Taf. I, Fig. 5 u. 6). *r* Rückenrinne. *um* Urmund. *w* Wulst zwischen Urmund und Rückenrinne.

Fig. 282. Ei von Triton taeniatus mit deutlich entwickelten Medullarwülsten und Rückenrinne. 60 Stunden nach künstlicher Befruchtung. Nach O. Hertwig (1883, Taf. I, Fig. 8). *mp* Medullarplatte. *mw* Medullarwülste. *r* Rückenrinne.

ausgeprägt, wo sie zuerst von Bambeke beschrieben und der Primitivrinne der Vögel verglichen worden ist, ein Vergleich, der, wie wir später sehen werden, sich nicht aufrecht erhalten läßt. Bei den Urodelen reicht die Rückenrinne indessen nicht bis an den spaltförmig gewordenen Rest des Urmundes heran (Fig. 281), sondern bleibt von ihm durch einen queren Wulst getrennt. Auch später, wenn die Medullarplatte angelegt ist, läßt sie sich noch leicht nachweisen und trennt die letztere in ihrer ganzen Länge in zwei symmetrische Hälften (Fig. 282).

Gegen die oben gegebene Deutung der Experimente, welche an den zwischen 2 Platten komprimierten oder in anderer Weise in Zwangslage gehaltenen Froscheiern angestellt worden sind, hat sich Oscar Schultze (L. K. III 4, 1900*, p. 217, 218) erklärt. Er giebt zwar zu, daß in vielen Fällen an komprimierten Eiern der Urmund über die untere Hemisphäre wandert und daß die Medullarplatte genau nach unten zu liegen kommt; er stellt aber die Beweiskraft dieser Experimente in Abrede aus dem Grund, weil seiner Ansicht nach „gar keine vollständige Zwangslage des Eies existiere“. Es bleibe dahingestellt, inwieweit dieser Einwurf ein berechtigter ist.

In die Zellbewegungen und in die Lageveränderungen des Urmundes, die im Verlauf der Gastrulation stattfinden, hat man am Amphibienei auch noch auf zwei anderen Wegen einen Einblick zu gewinnen versucht: 1) durch Anbringung kleiner Marken an der Oberfläche der Eikugel und 2) durch wiederholte photographische Aufnahmen.

Marken hat man in der Weise angebracht, daß man auf dem Blastulastadium oder bei Beginn der Urmundbildung mit der scharf zugespitzten Nadel einen kleinen bestimmten Bezirk der Oberfläche verletzt und durch Zerstörung einer Anzahl Zellen ein Gerinnsel (Extraovat) hervorgerufen hat. Durch wiederholte Beobachtung suchte man dann festzustellen, in welcher Weise sich der Abstand zwischen der künstlichen Marke und der dorsalen Urmundlippe verändert. (ROUX, OSCAR SCHULTZE, MORGAN, ASSHETON, WILSON, DEAN KING etc.) Leider sind auch auf diesem Wege die Experimentatoren zu keiner einheitlichen Auffassung gelangt. Doch stimmen die meisten darin überein, daß die dorsale Urmundlippe in mehr oder minder hohem Grade über die weiße Dotterfläche von vorn nach hinten herüberwandert.

H. V. WILSON (L. K. III[4], p. 224), einer der letzten Untersucher, faßt seine Experimente in den Satz zusammen: „The results of my numerous pricking experiments lead me to believe, that in the normally placed egg, the dorsal lip is not stationary, but that both dorsal and ventral lips move across the yolk to the centre of the (originally) lower surface. Also an examination with the inverted microscope, of the perfectly normal egg, leads to the conclusion that the dorsal lip travels at any rate over a part of the white surface."

In einer soeben erschienenen Abhandlung kommt H. DEAN KING (L. K. III[4], 1902) aus zahlreichen Anstichsversuchen am Krötenei zu folgenden Ergebnissen: „1) Die dorsale Blastoporuslippe bewegt sich über den Dotter von einem Punkte unterhalb des Eiäquators aus bis jenseits des Centrums der weißen Hemisphäre. 2) Bildungsmaterial von der Aequatorialregion des Eies bewegt sich gegen die Mittellinie hin, um sich an der Bildung der mittleren Rückenpartie des Embryos unter Verwachsungsvorgängen zu beteiligen. 3) Die ventrale Blastoporuslippe, welche am entgegengesetzten Rand des Dotterfeldes entsteht, rückt über den Dotter gleichfalls vor, im Vergleich zur Verschiebung der Dorsallippe aber nur eine kurze Strecke weit."

In die Lageveränderungen des Zellmaterials am Amphibienei mit Hilfe der Photographie einen genaueren Einblick zu gewinnnen, hat zuerst KOPSCH versucht. An Axolotl- und Froscheiern, die sich im Stadium der Gastrulation befanden, hat er (L. K. III[4], 1895, p. 184) durch photographische Aufnahmen von der Unterseite eines und desselben Eies, indem er die Exposition auf 20—30 Minuten ausdehnte, Zellenbewegungen auf der Platte zur Darstellung bringen können (Fig. 283). „Während der Gastrulation findet an der dorsalen Urmundlippe — so heißt es in der Schilderung von KOPSCH — ein Umschlag von Zellen statt, welcher am beträchtlichsten ist an den freien Enden des Blastoporus, nach der Mitte desselben allmählich abnimmt und dort am geringsten ist. Die Makromeren bewegen sich, von allen Seiten her andringend, auf den Blastoporus zu. Da derselbe nun im Verhältnis zu der Menge der hinzuströmenden

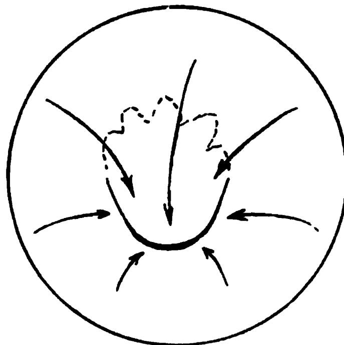


Fig. 283. Schema der Gastrulation vom Axolotlei, in welchem durch Pfeile die Richtungen der Zellbewegungen angedeutet wird. Nach KOPSCH (1895, Fig. 2).

Zellen sehr eng ist, so ist die Bewegung der Makromeren am schnellsten an denjenigen Stellen, welche sich dicht vor dem Blastoporus befinden, während in größerer Entfernung die Bewegung um so langsamer ist, je weiter die betreffende Stelle vom Urmund entfernt ist."

In neueren Untersuchungen spricht Kopsch (L. K. III[4], 1900) die Hoffnung aus, daß mit Hilfe der Photographie und durch planmäßige Verwertung des experimentellen Rüstzeuges man mit der Zeit wohl die Lageveränderungen der einzelnen Zellen kennen lernen werde. Den Weg, welchen die dorsale Blastoporuslippe über die untere Hälfte der Eikugel zurücklegt, schätzt er — worin ihm auch Moszkowski (L. K. III[4], 1902) beistimmt — im Mittel auf 75° im Gegensatz zu Pflüger nnd Roux, welche 170° dafür angegeben haben.

Um die Drehungen der Eikugel während der Gastrulation bis zu einem gewissen Grade auszuschließen, habe ich in der früher angegebenen Weise Eier von Rana fusca ein wenig komprimiert und mit einem für den Zweck von der Firma Zeiss besonders konstruierten Apparat photographische Aufnahmen der unteren Seite in Zwischenräumen von 4—6 Stunden gemacht. Es läßt sich deutlich nachweisen, daß die vordere Urmundlippe als kleine, konkave, dunkelschwarze Linie in geringer Entfernung, die Kopsch auf 25°, Moszkowski auf 30° schätzt, unterhalb des Eiäquators auftritt und von hier allmählich sich über das helle Dotterfeld herüberschiebt. Denn einmal wird der Abstand des Urmundrandes von der Eiperipherie, wenn eine feste Ruhelage des Eies infolge der Kompression und Abplattung angenommen werden darf, successive größer, und zweitens nimmt in entsprechendem Maße der Abstand von dem entgegengesetzten Rande des hellen Dotterfeldes ab. An den Photogrammen kann man die Größe der Vorwärtsbewegung der vorderen Urmundlippe unschwer messen, zumal einige im Dotterfeld zufällig vorhandene pigmentierte Linien und Flecke als feste Marken verwertbar sind.

Bei frei im Wasser schwebenden Froscheiern wird die Messung der Bewegung der vorderen Urmundlippe durch den Umstand erschwert, daß infolge der Materialverlagerung bei der Einwanderung von Zellen am Urmund sowie infolge der Bildung der Gastrulahöhle sich der Schwerpunkt des Eies sehr verschiebt und eine allmähliche Drehung desselben hierdurch hervorgerufen wird. Um von diesen Vorgängen eine Vorstellung zu geben, hat Kopsch einige schematische Zeichnungen entworfen, die auch hier einen Platz finden mögen, wenn sie auch, wie ich glaube, nur annähernd richtig sind.

Fig. 284 ist ein Sagittalschnitt durch das Achtzellenstadium. Die punktierte Linie bezeichnet die Grenze des hellen Feldes. Die schraffierte Seite ist nach Roux die kraniale, nach O. Schultze die kaudale. Die folgenden Sagittalschnitte zeigen, wie nach der Auffassung von Kopsch sich das in Fig. 284 schraffierte Material während der Gastrulation verlagert. Während in den Figg. 285 und 286 sich die dorsale Urmundlippe nach abwärts geschoben hat, ist sie in den Figg. 287 und 288 infolge einer erheblichen Drehung des Eies wieder nach oben gerückt und liegt nun dorsal am Kaudalende des Embryos.

Die Zellverschiebungen während der Furchung und die Materialverlagerungen während der Gastrulation muß man auch beachten, wenn man sich ein Urteil über die von Roux aufgestellte Behauptung bilden will, daß die 3 ersten Furchungsebenen den 3 Hauptebenen des embryonalen Körpers entsprechen. Man wird dann mit Kopsch

u. a. zu dem Ergebnis kommen: „1) Die von Pol zu Pol gezogene Achse des Furchungsstadiums wird nicht zur dorsoventralen Achse. 2) Beim Ei von Rana fusca bestehen keine strengen, sondern nur

Fig. 284.

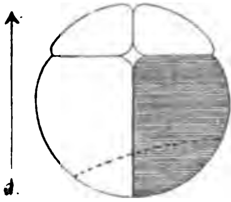


Fig. 285.

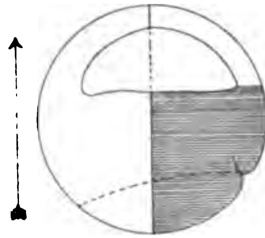


Fig. 286.

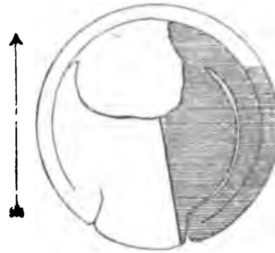


Fig. 287.

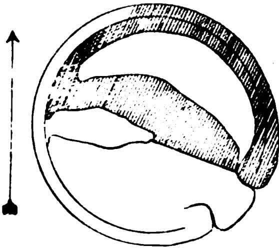


Fig. 288.

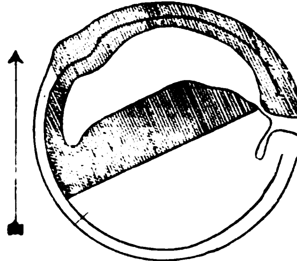


Fig. 284—288. Darstellung der Drehung des Froscheies während der Gastrulation. (Nach KOPSCH 1900.) Die Pfeile geben die verticale Richtung an.

innerhalb einer gewissen Breite schwankende Beziehungen zwischen der ersten Furchungsebene und der Medianebene des Embryos. 3) Die zweite Furchungsebene scheidet nicht kraniale und kaudale, die dritte nicht dorsale und ventrale Abschnitte des Embryos, vielmehr sind die dorsoventrale und kraniokaudale Achse des Embryos erst nach Beendigung der Gastrulation bestimmt.“ Man vergleiche auch Kapitel II, p. 618—631.

So wertvoll auch immerhin die Ergebnisse der Oberflächenbetrachtung sind, so läßt sich ein genauer Einblick in den Gastrulationsvorgang doch allein an Durchschnitten durch die einzelnen Stadien, und zwar am besten an solchen gewinnen, die in sagittaler Richtung geführt sind. Dabei ergiebt sich, daß die Eier der verschiedenen Amphibienarten, Triton, Frosch, Alytes obstetr., Salamandra, Cöcilien, nach ihrem Dotterreichtum verschiedene Modifikationen darbieten, die sich in einer Reihe anordnen lassen und für das Verständnis mancher Befunde bei Reptilien und Vögeln sehr wichtig sind.

Den primitivsten Befund bietet das Tritonei. Bald nach Beginn der Gastrulation führt die an der Oberfläche sichtbare, kleine, grubenförmige Vertiefung des Urmundes, wie der Sagittalschnitt (Fig. 289) lehrt, in einen engen Spalt (*ud*), welcher in eine nach der Keimblasenhöhle (*kh*) zu eingestülpte Zellenmasse tief eindringt und sie in eine dünnere dorsale und eine dickere ventrale Lage teilt. Am Grunde der eingestülpten Masse liegen nach der Keimblasenhöhle zu einige vereinzelte Dotterzellen (*dz*) sehr locker zerstreut. Die Keimblasenhöhle wird

bei Triton nur von einer einschichtigen Lage (*ak*) cylindrischer Zellen begrenzt. Auf einem etwas weiter vorgerückten Stadium der Gastrulation, während dem der Urmund bei Oberflächenansicht Hufeisenform ange-

Fig. 289.

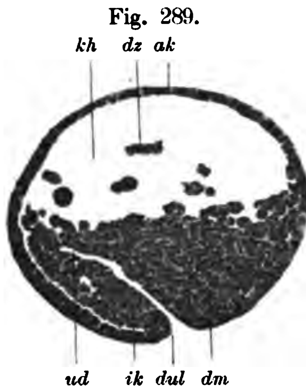


Fig. 290.

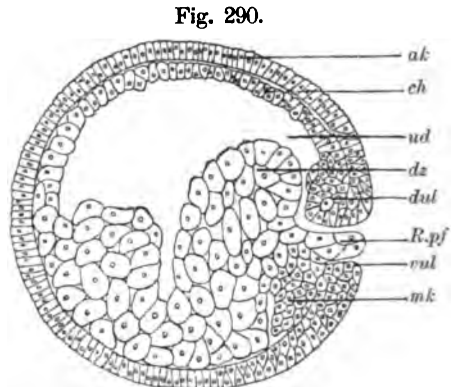


Fig. 289. Medianschnitt durch ein Tritonei am Beginn der Gastrulation. *dul* dorsale Urmundlippe. *ud* Urdarm. *dz* Dotterzellen in der Keimblasenhöhle *kh*. *ak* die einfache Lage kubischer Zellen, welche die Decke der Keimblase bildet. *ik* inneres Keimblatt. *dm* noch freiliegendes Dotterfeld.

Fig. 290. Sagittalschnitt durch eine vollständig entwickelte Gastrula von Triton, bei welcher sich bereits der Mesoblast zu bilden beginnt. Nach Hertwig, (1883, Taf. II, Fig. 4). *ak*, *mk* äußeres, mittleres Keimblatt. *ch* Chordaanlage. *dz* Dotterzellen. *ud* Urdarm. *dul*, *vul* dorsale, ventrale Urmundlippe. *R.pf* Rusconi'scher Dotterpfropf.

nommen hat, hat sich auf Kosten der immer enger werdenden Keimblasenhöhle die eingestülpte Tasche erheblich ausgedehnt. Ihre dorsale Wand hat sich besonders in der Medianebene verdünnt, die ventrale dicke Wand, welche die Hauptmasse der größeren Dotterzellen enthält, ist durch eine quere tiefe Furche in einer für Triton charakteristischen Weise in 2 kugelige Partieen (vergl. auch Fig. 290) gesondert, in eine größere am Urmund und eine kleinere mehr nach vorn gelagerte.

Auf dem letzten Stadium der Gastrulation (Fig. 290) zur Zeit, wo sich der Urmund zum Ring umgebildet hat, ist der Rest der Keimblasenhöhle ganz geschwunden; die Wand der eingestülpten Tasche hat sich überall dem äußeren Keimblatt, das jetzt durchweg eine einfache Lage von Cylinderzellen darstellt, eng angelegt. Der Urdarm (*ud*), der anfangs nur als enger Spalt auftrat, hat sich erheblich ausgeweitet; seine dorsale Wand ist stärker verdünnt und bildet längs eines medianen Streifens unter der äußerlich sichtbaren Rückenrinne auch nur eine einzige Lage von Cylinderzellen (*ch*). Ventralwärts findet sich die Hauptmasse der Dotterzellen, welche den Boden der Keimblase eingenommen hatten, und schieben sich in den ringförmigen Urmund als Zapfen vor, den Rusconi'schen Dotterpfropf (*R.pf*) bildend. Die dorsale Urmundlippe (*dul*) ist verdickt, entsprechend dem äußerlich sichtbaren Wulst, durch welchen die Rückenrinne vom Urmund getrennt bleibt.

Das etwas größere, dotterreichere Froschei bietet hiervon einige interessante Abweichungen dar. Den Beginn der Gastrulation untersucht man am leichtesten, wenn man in der früher (p. 736) angegebenen Weise die Eier komprimiert, weil man so das erste Auftreten der Gastrularinne (Fig. 280 C) am Rande der Dotterfeldes am bequemsten

feststellen und an den etwas platt gedrückten Objekten nach der Härtung auch die Schnittrichtung genauer orientieren kann. Wie eine Abbildung von SCHULTZE (Fig. 279) zeigt, beginnt die Gastrularinne an der dünnsten Stelle der GOETTE'schen Randzone. An einem nur wenig weiter vorgerückten Stadium (Fig. 291) ist im Vergleich zu Triton die interessante Abweichung zu bemerken, daß, während die Gastrularinne (*gr*) nur wenig tief in die Dottermasse einschneidet, doch an der ihr entsprechenden Stelle der Boden der Keimblase schon sehr weit keilartig (*x*) in das Blastocöl hineingedrängt ist. Vergleicht man die rechte mit der linken Seite des Durchschnittes, so geht an jener die Decke in den Boden vermittelst der Randzone über, links dagegen springt vom Boden ein nach oben gerichteter, keilförmiger Fortsatz (*x*) von Dotterzellen vor, der sich eine größere Strecke weit der Decke anlegt und von ihr durch einen schmalen Spalt getrennt ist. Soweit sich dieser Fortsatz gebildet hat, ist die Embryonalform doppelblätterig geworden. Im weiteren Verlaufe (Fig. 292) wandern die

Fig. 291.



Fig. 291. Sagittalschnitt durch ein Ei von Rana fusca, welches bald nach der Befruchtung zwischen 2 horizontal gelagerten Glasplatten gepreßt wurde. Beginn der Gastrulation. Nach O. HERTWIG 1893, Taf. XL, Fig. 19). *gr* Gastrularinne, *x* in die Keimblasenhöhle keilartig vorspringende Masse der Dotterzellen.

Fig. 292.



Fig. 292. Sagittalschnitt durch ein Ei von Rana fusca. Nach einer Photographie eines Präparates des anatomisch-biologischen Instituts. *kh* Keimblasenhöhle. *x* der Decke entlang sich schiebender Keil von Dotterzellen. *dul*, *vul* dorsale und ventrale Urmundlippe. *pf* Dotterpfropf. *ak* äußeres Keimblatt.

Dotterzellen immer weiter an der Decke nach dem animalen Pol empor, wobei man am oberen Rand hie und da auch einzelne abgelöste isolierte Dotterzellen bemerkt. Gleichzeitig vertieft sich von der Oberfläche her die Gastrularinne, schneidet gewissermaßen in den vorgeschobenen Keil der Dotterzellen hinein und trennt ihn in 2 Blätter, in die dorsale und die ventrale Wand des Urdarmes.

An der Fig. 292, in welcher dieses Stadium dargestellt ist, beachte man, wie klein noch der spaltförmige Urdarm ist im Verhältnis zu dem an der Decke der Keimblase weit vorgeschobenen Streifen der Dotterzellen. Während bei Triton (Fig. 289) von Anfang an der spaltförmige Urdarm so weit reicht, wie die Dotterzellen in die Keimblasenhöhle hinein vorgeschoben sind, vergrößert er sich beim Frosch erst allmählich nach dem Rand der vorgeschobenen Dottermasse zu.

Durch das Studium derartiger Bilder sind MOQUIN TANDON (L. K. III[4], 1876) und HOUSSAY (L. K. III[4], 1890) sowie ROBINSON und ASSHETON (L. K. III[4], 1891) veranlaßt worden, eine Entstehung des Urdarmes durch Einstülpung beim Frosch überhaupt in Abrede zu stellen. „The archenteron of the anura is not formed by invagination, but by a process of splitting amongst the yolk cells (HOUSSAY). No portion is formed by invaginated epiblast“ (ROBINSON, L. K. III[4], 1891, p. 465).

Demgegenüber ist zu bemerken, daß die Bildung der Urdarmhöhle doch immer von der Oberfläche aus vor sich geht, daß fortwährend kleine, pigmentierte Zellen um die Blastoporuslippe nach innen einwandern und vorwiegend das Material zur Begrenzung der dorsalen Wand des Urdarmes liefern, daß aber ebenso auch oberflächlich gelegene vegetative Zellen, nach den beweisenden Beobachtungen von KOPSCH (L. K III[4], 1895), ventral von der Urmundrinne in das Innere hineinwandern. Daher ist, wie schon von GOETTE richtig angegeben worden ist, auch bei Anuren der ganze Vorgang als eine Gastrulation, als eine Urdarmbildung durch Einstülpung zu bezeichnen, wobei allerdings der Einstülpungsprozeß dem primitiven Verhalten von Amphioxus gegenüber durch die Anhäufung von Dottermaterial modifiziert ist. Die verschiedene Deutung derselben Bilder beim Frosch, welche sich auf einen relativ einfachen Vorgang beziehen, ist sehr lehrreich, weil man daraus sieht, wie schwierig am Schnittpräparat Invagination und Delamination voneinander zu unterscheiden sind!

Das Hinaufwandern der Dotterzellen vom Boden nach oben unter die Decke der Keimblase kann schon einige Zeit beginnen, ehe äußerlich überhaupt eine Einstülpungsrinne bemerkbar wird, besonders bei sehr großen, dotterreichen Eiern. Sehr deutlich scheint dies nach den Untersuchungen von GASSER (A. L. III[7], 1882) bei Alytes der Fall zu sein. „Es schieben sich hier“ — so berichtet GASSER — „größere Dotterzellen, vom Boden der Furchungshöhle kommend, allmählich in die Höhe, der Unterseite jener Decke entlang ihren Weg nehmend, von derselben aber durch eine hinlänglich genaue Grenzlinie scharf getrennt. Sie erreichen dabei anfangs die Mitte der Decke noch nicht oder nur in vereinzelten Exemplaren, während sie später dort eine vollständig zusammenhängende Schicht darstellen. Nach abwärts gehen sie, an Zahl und Größe zunehmend, in die Dotterzellenmasse über. Nachdem diese Stufe der Entwickelung erreicht ist, beginnt die Einstülpung“ (1882, p. 77). Derartige Erscheinungen bei den Amphibien sind beachtenswert, weil sie für das Verständnis der Gastrulation der Amnioten sich verwerten lassen.

Was den weiteren Verlauf beim Frosch betrifft, so wird in demselben Maße, als sich die zuerst gebildete Urmundrinne zum Hufeisen umwandelt und dieses sich zum Ring schließt, das Material in immer größerem Umfang der GOETTE'schen Randzone entlang in das Blastocöl vorgeschoben. Und so ist in Fig. 292, einem Medianschnitt durch ein Ei, in welchem der Blastoporus eben ringförmig geworden ist, das Dottermaterial auch von der noch ganz seichten ventralen Urmundrinne aus (*vul*), an der Seite des Keimblasendaches, welche dem ersten Auftreten der Urmundrinne gegenüber liegt, als keilförmiger Fortsatz in die Höhe gedrängt. An dem dünnen Dach der Keimblase ist die Grenze, bis zu welcher der zugeschärfte Rand der Dotterzellen reicht, häufig durch eine schon von REMAK beobachtete, ringförmige Furche markiert, welche SCHULTZE (L. K. III[4], 1887, p. 12; 1888, p. 2) als Gastrulafurche wieder genauer beschrieben und der Furche verglichen hat, mit

welcher sich auch bei der Keimblase des Kaninchens der Rand des inneren Keimblattes bei seiner Umwachsung äußerlich abgrenzen läßt.

Im Endstadium der Gastrulation sind bei den Froscheiern zwei verschiedene Modifikationen beobachtet worden, die vielleicht von einem verschiedenen Dotterreichtum oder anderen noch unbekannten Faktoren abhängen. In dem einen Fall, welcher der häufigere zu sein scheint, gelangt die Gastrulation in ähnlicher Weise wie beim Triton zum Abschluß. Von dem Orte ihrer ersten Entstehung aus schiebt sich die eingestülpte Dottermasse am raschesten an der Decke der ursprünglichen Keimblasenhöhle entlang; es schneidet die Urdarmspalte von außen immer tiefer in sie hinein und weitet sich dabei durch Auseinanderweichen der beiden Wände immer ansehnlicher aus; infolgedessen wird das Blastocöl zusehends kleiner. Zuletzt (Fig. 293) hat sich überall das eingestülpte Dottermaterial der Keimblasendecke angelegt, und der Urdarm ist so weit vergrößert, daß auch der letzte Rest des Blastocöls verdrängt ist. Aus dem enger gewordenen Blastoporus sieht noch von der ventral angehäuften Dottermasse ein Pfropf nach außen hervor.



Fig. 293. Medianschnitt durch eine ausgebildete Gastrula des Frosches. Photographie eines Präparates des anat.-biol. Inst. Bezeichnungen wie in Fig. 292. *ik* inneres Keimblatt.

Bei der zweiten Modifikation, auf welche SCHULTZE beim Froschei die Aufmerksamkeit gelenkt hat, treffen die nach allen Seiten vom ringförmig gewordenen Blastoporus aus vorwachsenden eingestülpten Dotterzellen (Fig. 294) an der ursprünglichen Decke der Keimblase schon zu einer Zeit zusammen, wo die Urdarmhöhle (Fig. 294 ***ud***) noch von geringer Ausdehnung und das Blastocöl (***kh***) noch ziemlich groß ist. Letzteres wird daher jetzt ringsum von Dotterzellen umgeben. In diesem Fall wird — wahrscheinlich infolge einer andersartigen Verteilung des eingestülpten Dottermaterials — der Urdarm (Fig. 294 ***ud***) bei seiner Ausweitung nur durch eine dünne Membran von Dotterzellen (***sch***) gegen das Blastocöl (***kh***) abgetrennt. Und nun tritt ein Zeitpunkt ein, wo die dünne Wand (***sch***) einreißt (Fig. 295) und so sich der Urdarm (***ud***) direkt durch Einverleibung der Keimblasenhöhle (***kh***) vergrößert. Der Vorgang ist besonders wichtig und beachtenswert, weil er manche Eigentümlichkeiten in der Keimblattbildung bei den Amnioten aufklärt.

Die durch Zerreißen einer Zwischenwand herbeigeführte Verschmelzung des Urdarmes mit dem Blastocöl, welche beim Frosch nur in manchen Fällen vorkommt, scheint bei Amphibien mit sehr großen, dotterreichen Eiern die Regel zu sein. VAN BAMBEKE (A. L. III [7], 1868) berichtet es als konstantes Vorkommnis von Pelobates fuscus. Bei Alytes obstetr. hat GASSER (A. L. III [7], 1882, p. 81) außer dem gewöhnlichen Verhalten „eine Reihe unzweifelhafter Fälle gefunden, in denen

die Scheidewand zwischen beiden Höhlen entweder teilweise — und dann in der Medianlinie — oder ganz verschwand, also beide Höhlen sich vereinigten".

Fig. 294.



Fig. 295.

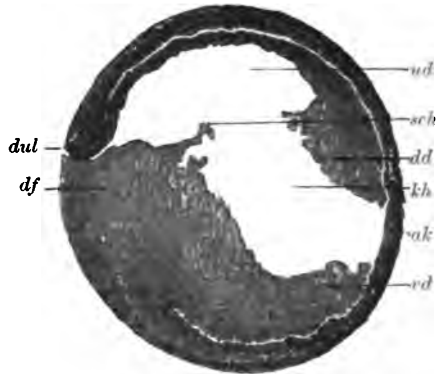


Fig. 294. Medianschnitt durch eine Gastrula des Frosches. Photographie eines Präparates des anat.-biol. Inst. *ak* äußeres Keimblatt. *dd* u. *vd* dorsal und ventral vorgeschobener Keil von Dotterzellen. *kh* Keimblasenhöhle. *sch* Scheidewand. *ud* Urdarm.

Fig. 295. Medianschnitt durch eine Gastrula des Frosches. An Fig. 294 sich anschließendes Stadium. Photographie eines Präparates des anat.-biol. Institutes. *ak* äußeres Keimblatt. *df* noch frei liegendes Dotterfeld. *dd* u. *vd* dorsal und ventral vorgeschobener Keil von Dotterzellen. *dul* dorsale Urmundlippe. *kh* Keimblasenhöhle. *ud* Urdarm. *sch* Scheidewand.

In sehr großem Maßstabe ist die Furchungshöhle bei Salamandra maculata an der Urdarmbildung beteiligt, wie Grönroos (L. K. III [4], 1898. p. 458) an Schnittpräparaten nachgewiesen hat. Am Anfang ihres Auftretens hat die Gastrularinne (Fig. 296), welche sich etwa in der Mitte zwischen animalem und vegetativem Pol bildet, einen rein latitudinalen Verlauf und erreicht bald etwa $^1/_5$ des Eiumfanges. Aehnlich verhält es sich nach Gasser (1882, p. 78) bei Alytes. Zur Zeit, wo sie noch wenig in den Dotter einschneidet, sieht man an Durchschnitten einzelne grobkörnige Dotterzellen, welche an der Innenfläche des Daches der Keimblasenhöhle emporrücken. Mit der Vertiefung der Furche erreicht dieser Verschiebungsprozeß immer größere Ausdehnung derart, daß schon auf dem Stadium der Fig. 296 die Innenfläche des Daches des Blastocöls zum größten Teil mit Dotterzellen belegt ist.

Fig. 296.

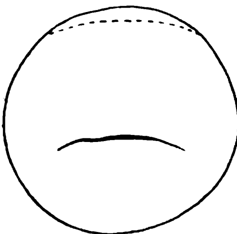


Fig. 297.

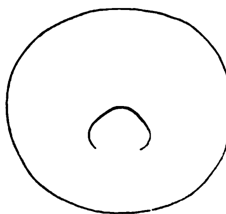


Fig. 296. Latitudinaler Urmundspalt eines Eies von Salam. mac. nach Grönroos (1898, Fig. 1).

Fig. 297. Bogenförmig gekrümmter Urmundspalt. Ansicht von hinten und etwas von unten. Nach Grönroos (l. c. Fig. 2).

Allmählich breitet sich der Gastrulaspalt weiter aus und erhält ein größeres Lumen. Dabei geht die latitudinale Urmundrinne in die Hufeisenform über (Fig. 297). Die Trennungswand zwischen Gastrulahöhle und Blastocöl lockert sich und reißt ein, so daß jetzt beide vollständig in einen Raum zusammenfließen. „Der weitaus größte Teil der primitiven Darmhöhle geht bei Salam. mac.“ — so faßt GRÖNROOS seine Befunde zusammen — „aus der modifizierten Furchungshöhle hervor; die eigentliche, von außen her eindringende Gastrulaeinstülpung spielt in dieser Hinsicht nur eine untergeordnete Rolle.“ Schon vor GRÖNROOS hatte auch von KUPFFER (L. K. III [4], 1879, p. 594) gesehen und beschrieben, daß bei Salam. mac. die beiden Höhlen infolge Durchbruches der Trennungswand in eine zusammenfließen.

Das Endglied in der eben dargestellten Reihe bilden die Gymnophionen, über deren Entwickelung die wichtigen Untersuchungen von den beiden SARASINS (A. L. III [7], 1885, 1887) und von BRAUER (A. L. III [7], 1897) vorliegen. Ihre Eier zeichnen sich vor allen Amphibien durch einen so großen Dotterreichtum aus, daß der Furchungsprozeß bei ihnen sogar zu einem partiellen geworden ist. Sie gehören zum meroblastischen Typus. Auf einer ungeteilten Dottermasse, in welche einzelne Kerne (Merocyten) eingebettet sind, liegt eine Keimscheibe von Embryonalzellen. Diese sondert sich alsbald 1) an der Oberfläche zu einer Schicht fest zusammengefügter, cylindrischer, animaler Zellen und 2) in unregelmäßig und locker zusammenhängende, vegetative Zellen, zwischen denen sich größere und kleinere Lücken finden, die zusammen die Keimblasenhöhle ausmachen. Weiterhin entsteht am hinteren Rande der Scheibe eine breite, quere Urmundrinne, an welcher ein Umschlag der animalen Zellen zuerst senkrecht nach unten, dann nach vorn erfolgt. Es bildet sich am hinteren Ende des Embryos (Fig. 298) ein

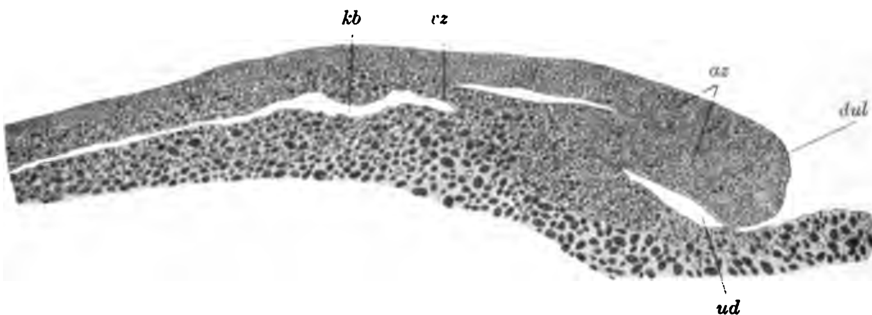


Fig. 298. Seitlicher Längsschnitt durch einen Embryo von Hypogeophis rostratus am Beginn der Gastrulation, nach BRAUER (1897, Taf. XXXV, Fig. 46). *dul* dorsale Urmundlippe. *ud* Urdarm. *kb* Keimblasenhöhle, die später mit dem durch Einstülpung entstandenen Teil des Urdarmes verschmilzt. *az* animale Zellen. *vz* vegetative Zellen.

kleiner Blindsack, dessen obere Wand von den am Umschlagsrand nach innen gewanderten animalen Cylinderzellen, dessen Boden aber vom Dotter und von vegetativen Zellen umgrenzt wird.

Währenddem beginnen im vorderen Bereich der Keimscheibe die Dotterzellen sich im Anschluß an die Einstülpung an die aus Cylinderzellen bestehende Decke der Keimblase anzulegen und zu einem regelmäßigen Blatt anzuordnen, infolgedessen auch das Blastocöl an Aus-

dehnung gewinnt. Es sind daher jetzt im Bereich der Keimscheibe zwei Hohlräume vorhanden, 1) ein vorderer allseitig abgeschlossener, die Keimblasenhöhle (Fig. 298 *kb*), und 2) ein hinterer kleinerer, durch direkte Einstülpung entstandener und durch den Urmund (*dul*) nach außen geöffneter Raum (*ud*); beide werden durch eine schmale Scheidewand getrennt, welche aus den bei der Einstülpung nach innen gedrängten, vegetativen Zellen zusammengesetzt ist. Wie es beim Frosch in Ausnahmefällen, regelmäßig bei Pelobates und Salamandra geschieht, wird später die Scheidewand (Fig. 299) durchbrochen und ein einheitlicher Raum hergestellt, an dessen Decke man aber auch jetzt und längere Zeit noch deutlich die Entstehung aus zwei Abschnitten (*az* u. *vz*) an der verschiedenen Form und dem verschiedenen Dottergehalt der Zellen erkennen kann. Denn hinten besteht die Decke aus einer einfachen Lage höherer Cylinderzellen (*az*) mit wenigen und kleineren Dotterkörnchen, vorn aus einer Schicht größerer, mehr abgeplatteter, dotterreicherer, etwas locker angeordneter Zellen (*vz*). Ganz nach vorn bleiben die vegetativen Zellen lange Zeit ungeordnet und fügen sich allmählich der dorsalen Urdarmwand im Verlauf ihrer fortschreitenden Ausdehnung nach vorn ein.

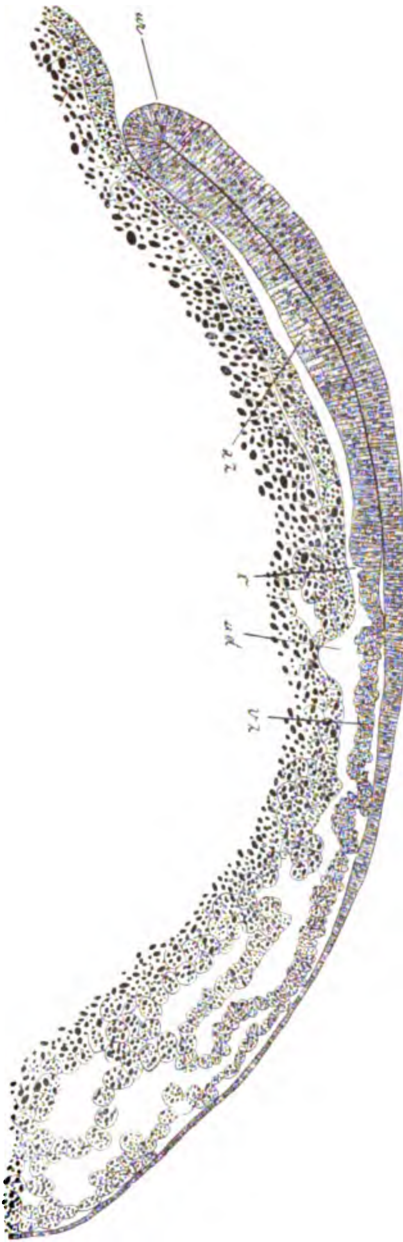


Fig. 299. Längsschnitt durch einen Embryo von Hypogeophis alternans. Die Urdarmhöhle zeigt einen durch Invagination entstandenen und einen durch Eröffnung der Keimblasenhöhle hinzugenommenen Abschnitt. *ur* Umschlagsrand des Urmundes. *az* animale eingestülpte, *vz* vegetative Zellen. *ud* Urdarm. *x* Stelle, wo sich der eingestülpte in den nicht eingestülpten Teil des Urdarmes eröffnet hat. Nach Brauer (l. c. Fig. J).

An den meisten Präparaten fand **Brauer** die Grenze zwischen beiden Teilen an Durchschnitten immer scharf markiert (Fig. 299 x). Er konnte daher durch Rekonstruktion aus der Schnittserie die Form und Größe der Höhle, sowie die Beteiligung der beiden Abschnitte feststellen und in der Fig. 300 zur Darstellung

bringen. In ihr ist der kleinere punktierte Teil durch Invagination entstanden und an der Decke von Cylinderzellen ausgekleidet, der schraffierte größere Teil stammt von der Keimblasenhöhle ab und wird von vegetativen Zellen bedeckt. Am Boden finden sich überall nur Dotter und Dotterzellen.

Auch bei den meroblastischen Eiern der Gymnophionen macht der Urmund dieselben Veränderungen wie bei den Eiern der übrigen Amphibien durch. Die gerade quere Rinne krümmt sich später zum Hufeisen ein; diese schließt sich zum ringförmigen Blastoporus, der, anfangs weit, später enger wird und sich schließlich in einen Längsspalt umwandelt. Der Blastoporus wird vom Dotterpfropf ausgefüllt.

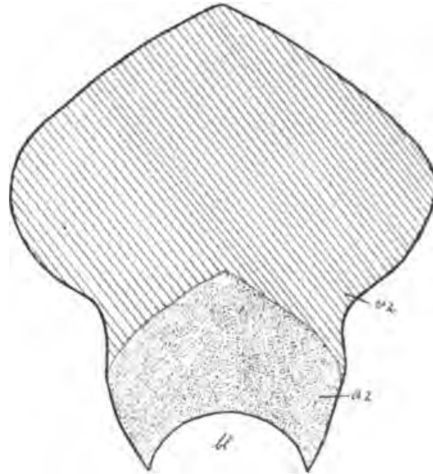


Fig. 300. Durch Rekonstruktion hergestelltes Schema von der dorsalen Urdarmwand eines Embryos von Hypogeophis alternans. *az* animale, *vz* vegetative Zellen. *bl* Blastoporus. Nach BRAUER (l. c. Textfig. H).

Die Entwickelung von dem mittleren Keimblatt, von Chorda und Rückenmark.

Geraume Zeit, bevor die Keimblasenhöhle verdrängt und die Einstülpung beendet ist, beginnt sich schon das mittlere Keimblatt anzulegen und zwar dadurch, daß Zellen am Urmundrand von außen nach innen eindringen und sich zwischen die beiden primären Keimblätter hineinschieben. Bei Urodelen, Anuren und Gymnophionen bieten sich uns 3 Modifikationen des Prozesses dar und lassen sich in eine Reihe anordnen, deren Anfangsglied sich an die Befunde bei Petromyzon und Amphioxus anknüpfen läßt, während das Endglied zu den Verhältnissen bei Reptilien überleitet. Da ganz am Anfang, wo sich das mittlere Keimblatt zu bilden beginnt, die Bilder auf Durchschnitten weniger deutlich ausfallen, als später, wo schon eine dickere Schicht angelegt ist, so wollen wir mit einem etwas weiter vorgerückten Stadium beginnen.

Den einfachsten Befund liefern die Eier von Triton. Zur Zeit, wo der Urmund sich schon zu einem kleinen, engen Ring und dann zu einem kurzen Längsspalt umgewandelt hat und auf der Dorsalfläche eine kurze Rückenrinne (Fig 281 B) erkennbar wird, ist das mittlere Keimblatt in größerer Ausdehnung angelegt. Auf einem Querschnitt durch den Urmund (Fig. 301, 302) sieht man in der Umgebung der Urmundlippe (*rf*) links und rechts eine Schicht kleiner polygonaler Zellen sich zwischen das äußere Keimblatt, eine einfache Lage cylindrischer Zellen und das Dottermaterial hineinschieben. Im Bereich des Urmundes ist die Schicht am dicksten und durch einen vom Urdarm eindringenden Spalt in 2 Lamellen gesondert, von denen die äußere (*so*)

am Urmundrand in den Ektoblast umbiegt und die parietale Lamelle des mittleren Keimblattes darstellt, während die innere Lamelle (*sp*) medianwärts in die Masse der Dotterzellen übergeht. Etwas vom Urmund

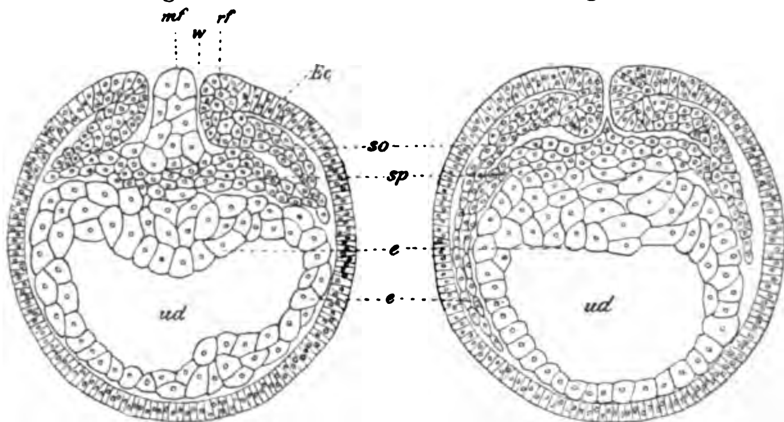


Fig. 301. Frontalschnitt durch eine vollständig entwickelte Gastrula von Triton, bei welcher sich der Mesoblast bereits zu bilden beginnt, nach Hertwig (1883, Taf. II, Fig. 9).

Fig. 302. Frontalschnitt durch ein etwas weiter entwickeltes Ei von Triton mit Rückenrinne, nach Hertwig (1883, Taf. II, Fig. 10).

e inneres Keimblatt. *Ec* äußeres Keimblatt. *so*, *sp* parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes. *mf* Dotterpfropf. *rf* seitliche Urmundlippen. *w* Urmund. *ud* Urdarm.

entfernt, ist der Spalt nicht mehr erkennbar und sind parietales und viscerales Blatt zu einer Schicht verschmolzen, die sich nach den Rändern schließlich zu einer einfachen Lage von Zellen verdünnt.

Nach vorn vom Urmund breitet sich das mittlere Keimblatt als gastraler Mesoblast (Rabl) weiter aus. Hiermit kommen wir zu einer für einige embryologische Fragen sehr wichtigen Gegend. Denn Schnittserien durch dieselbe liefern bei den Amphibien Bilder, welche für die Lehre von der Urmundnaht und von der Entstehung des gastralen aus peristomalem Mesoblast außerordentlich beweisend sind. Zum Studium dieser wichtigen Verhältnisse gebe ich aus einer Schnittserie Abbildungen, welche direkt von Balsampräparaten auf photographischem Wege gewonnen worden sind von einem Ei, welches nur wenig weiter entwickelt ist als das in Figur 281 B dargestellte. Auf dem ersten Schnitt der Serie (Fig. 303) sind beide Urmundlippen (*ul*) nur durch einen sehr feinen Spalt (*um*) getrennt; einige Schnitte weiter nach vorn liegen sie mit ihren Oberflächen dicht aneinander, doch deutet noch eine feine Linie eine Sonderung in die linke und rechte Hälfte an. In der jetzt folgenden Figur 304 ist mit dem Schwund dieser Linie ein medianer Zellstreifen (*n*) entstanden, in welchen von außen und innen eine Rinne (*f*) einschneidet. Das Bild entspricht dem Durchschnitt von der Incisura neurenterica am Caudallappen eines Selachiers. Und wieder einige Schnitte weiter nach vorn (Fig. 305, 306) bildet sich mit immer größerer Deutlichkeit in dem Zellenstreifen eine Spalte aus, durch welche er in ein äußeres und ein inneres Blatt getrennt wird. Das sind eine Reihe von Veränderungen, wie sie sich immer an Nahtstellen, wo Faltenränder verschmelzen, abzuspielen pflegen. Daher scheint uns auch keine andere

Deutung dieser Befunde möglich, als daß vor dem offenen Stück des Urmundes eine geschlossene Strecke desselben sich befindet, das heißt, eine Strecke, in deren Bereich die Urmundränder durch Naht verschmelzen und sich dann nach vorn in ein äußeres Blatt (Ektoblast oder speciell Medullarplatte) und in ein inneres Blatt, die Chordaanlage, spalten.

Aehnliche Befunde erhält man auch von älteren Embryonen, bei denen sich schon eine Medullarrinne und sogar ein geschlossenes Medullarrohr gebildet hat, wenn man die Strecke vor dem offenen Rest des Urmundes auf Schnittserien untersucht. Hieraus läßt sich folgern, daß sich der Prozeß der Nahtbildung über einen längeren Zeitabschnitt ausdehnt. Somit liefert das Studium von Querschnittserien

Fig. 303.

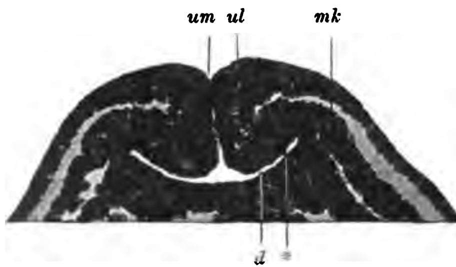


Fig. 304.

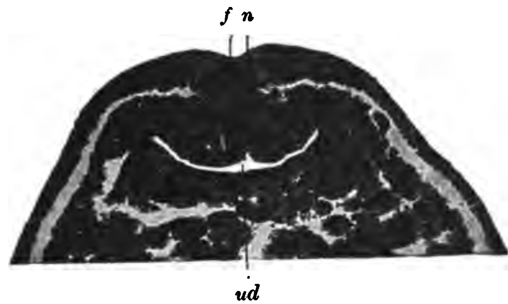


Fig. 305.

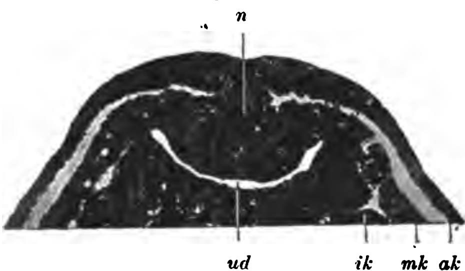


Fig. 306.

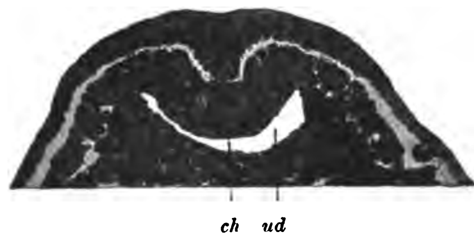


Fig. 303—306. Vier Bilder aus einer Schnittserie eines Tritoneies mit Rückenrinne aus der Gegend unmittelbar vor dem Blastoporus. Photographieen eines Präparates von Röthig. *um* Urmund. *ul* Urmundlippe. *mk* mittleres Keimblatt. *d* Dotter. *f* Furche in der Nahtstelle. *n* Naht. *ud* Urdarm. *ak* äußeres, *ik* inneres Keimblatt. *ch* Chordaanlage.

immer neue Beweise für die auch aus anderen Beobachtungen erschlossene Annahme eines exzentrischen Urmundschlusses.

Wenn man die Schnittserie eines Eies, das sich auf dem Stadium der Figur 281 befindet, noch weiter nach vorn verfolgt, so kommt man in das Bereich der Rückenrinne (Fig. 307). Die Decke des Urdarmes besteht hier längs eines schmalen medianen Streifens, der bei stärkerer Ausprägung der Rückenrinne nach innen zuweilen vorgebuchtet ist (Bambeke) (Fig. 308), aus zwei durch einen Spalt getrennten Lagen cylindrischer Zellen, welche eine vollständige Uebereinstimmung mit den von Amphioxus (Fig. 252) erhaltenen Bildern darbieten. Die

äußere, dem Ektoblast angehörige Lage enthält das Zellenmaterial für die Medullarplatte. Die darunter gelegene Schicht ist Chordaanlage (*ch*). Beide gehen nach hinten in die beiden Blätter über, in welche

Fig. 307.

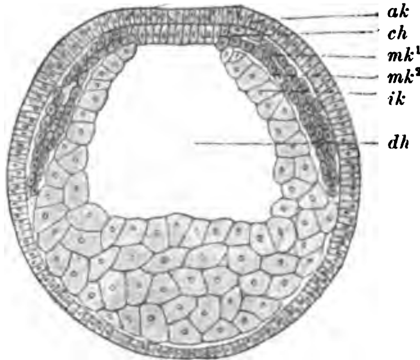


Fig. 308.

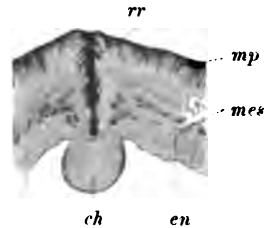


Fig. 307. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne nach HERTWIG (1883). *ak, ik* äußeres, inneres Keimblatt. mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes. *ch* Chordaanlage. *dh* Darmhöhle.

Fig. 308. Querschnitt durch die Rückenrinne eines Eies von Triton alpestris (4. Stadium), nach BAMBEKE (1893, Fig. 4). *rr* Rückenrinne. *mp* Medullarplatte. *ch* als Wulst vorgetriebene Chorda. *en, mes* Entoderm, Mesoderm.

sich an der Naht der durch Verschmelzung der Urmundränder entstandene Zellstreifen spaltet. Zu beiden Seiten der Chordaanlage übernehmen die Begrenzung des Urdarmes größere, dotterreiche, durch ihre abweichende Form deutlich unterschiedene Zellen des Darmdrüsenblattes (Fig. 307) (*ik*). Zwischen ihnen und dem äußeren Keimblatt hat sich der Mesoblast auch in dieser Gegend ausgebreitet und besteht aus zwei Lagen kleiner. rundlicher Elemente, von denen die äußere Lage sich in die Chordaanlage fortsetzt, die innere Lage Anschluß an das Darmdrüsenblatt findet, wo dieses mit freiem Rand links und rechts von der Chordaanlage aufhört.

Auf Grund der mitgeteilten Befunde läßt sich von der Entwickelung des mittleren Keimblattes bei den Urodelen — und dies würde dann auch für die übrigen Amphibien nachzuweisen sein — folgende einheitliche Auffassung gewinnen.

Einige Zeit, nachdem die Gastrulation begonnen hat, und die großen vegetativen Zellen sich vom Boden der Keimblasenhöhle an der Decke nach oben emporgeschoben und eine zweite Schicht unter ihr gebildet haben, wandern an dem so entstandenen Urmundrand noch kleinere Elemente in geschlossener Schicht in den Spalt zwischen äußerem Keimblatt und Darmdrüsenblatt hinein und erzeugen zwischen beiden eine trennende Mittelschicht, den Mesoblast. Seiner Entstehung gemäß geht dieser in der Umgebung des Urmundes nach außen in das äußere Keimblatt, nach innen in das Darmdrüsenblatt über. Wir wollen diese Uebergangsstellen als Urmundlippen und Urdarmlippen bezeichnen. Zwischen beiden Lippenbildungen dringt bald mehr, bald minder deutlich, bald mehr, bald minder weit ein schmaler Spalt vom Urdarm in das mittlere Keimblatt hinein (wie bei den Selachiern die

Cölombucht oder Mesodermbildungsrinne) und zerlegt es in ein viscerales und parietales Blatt. Das mittlere Keimblatt entsteht somit in der Umgebung des Urmundes als eine geschlossene Falte, das heißt, als eine Falte, deren Blätter dicht aufeinander liegen. Wenn wir uns die Falte wieder geöffnet denken, erhalten wir eine Grundform (Fig. 309), von welcher sich die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere ableiten und an welcher sie sich leicht verständlich machen läßt.

Aus dem peristomalen entwickelt sich hierauf der gastrale Mesoblast durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Verwachsung der Urmundränder. Dies soll durch das zweite Schema (Fig. 310) veranschaulicht werden, welches man erhält, wenn man sich in Fig. 309

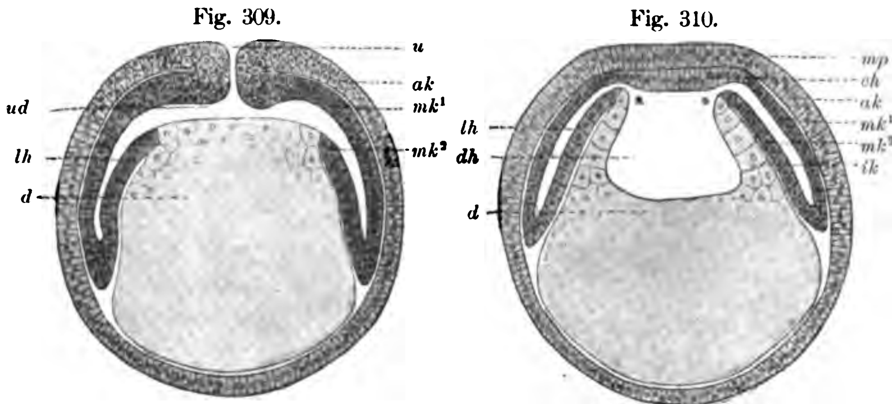


Fig. 309 u. 310. Schemata für die Entwickelung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbeltieren.

Fig. 309. Querschnitt durch den Urmund eines Embryos. *u* Urmund. *ud* Urdarm. *lh* Leibelhöhle. *d* Dotter. *ak* äußeres Keimblatt. mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes.

Fig. 310. Querschnitt vor dem Urmund. *mp* Medullarplatte. *ch* Chordaanlage. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes. *d* Dottermasse mit Dotterkernen. *dh* Darmhöhle. *lh* Leibeshöhle.

die Urmundränder verschmolzen und darauf in der Nahtlinie das äußere und innere Blatt abgespalten denkt. Die beiden Schemata sind leicht in die Bilder, wie sie Schnittserien ergeben, zu verwandeln, wenn parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts bis zu vollständiger Berührung einander genähert werden. Von diesem Standpunkt aus lassen sich die mittleren Keimblätter phylogenetisch als die Epithelwandungen zweier Leibessäcke erklären, welche sich durch einen Faltungsprozeß aus dem ursprünglichen Urdarm zu beiden Seiten des bleibenden Darmes hervorgebildet haben. Ein Unterschied zwischen Amphioxus und den Amphibien besteht vornehmlich in der Zeit, in welcher sich die Urdarmdivertikel anlegen. Bei Amphioxus ist die Gastrula beendet, bevor die Cölomtaschen auftreten, die sich demgemäß durch Faltenbildung der Urdarmwandung entwickeln. Bei den Amphibien, wie überhaupt bei allen übrigen Wirbeltieren ist infolge des langsameren, durch den Dottergehalt des Eies bedingten Ablaufes der Gastrulation diese noch in vollem Gange zur Zeit, wo schon die Leibessäcke sich anlegen aus einem Zellenmaterial, das auch von außen

nach innen einwandert. So erscheint jetzt die Entwickelung der mittleren Keimblätter gewissermaßen als eine zweite Phase der Gastrulation. In der ersten Phase werden hauptsächlich die Dotterzellen, welche zur Begrenzung des sekundären Darmes dienen, in der zweiten Phase kleinere Zellen, die aus der Gegend der animalen Hälfte der Keimblase stammen, eingestülpt derart, daß sie sich vom seitlichen und hinteren Rand des Urmundes aus, also in einem Halbbogen, der kopfwärts offen ist, in den Spalt zwischen dem zuerst eingestülpten Dottermaterial und dem äußeren Keimblatt hineinschieben.

Der weitere Verlauf der Entwickelung zeigt bei den Urodelen eine so frappante Uebereinstimmung mit den von Amphioxus und den Cyclostomen ausführlich dargestellten Verhältnissen, daß eine kurze Zusammenfassung genügt. Mesoblast, Chorda- und Darmanlage sondern sich bald vollständig voneinander, während gleichzeitig an der Oberfläche das Nervenrohr gebildet wird (Fig. 311 A—C). Der

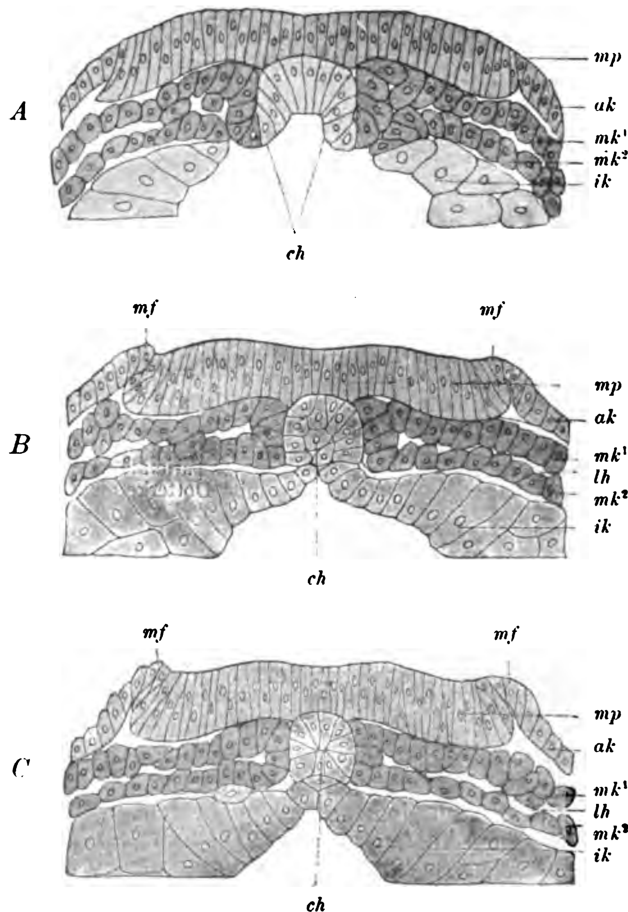


Fig. 311. Drei Querschnitte aus einer Schnittserie durch ein Ei von Triton, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen, nach Hertwig (1883). *ak*, *ik*, *mk*¹, *mk*² wie oben. *mp* Medullarplatte. *mf* Medullarfalten. *ch* Chorda. *lh* Leibeshöhle.

Sonderungsprozeß wird dadurch eingeleitet, daß sich die Chordaplatte (*ch*) einkrümmt und zur Chordarinne wird. Indem sie sich hierbei an ihren Rändern kontinuierlich in die parietale Lage des mittleren Keimblattes fortsetzt, entstehen an der Decke des Urdarmes die beiden kleinen Chordafalten, welche die Rinne zwischen sich fassen. Sie stoßen mit ihrem Rand an den Rand der Urdarmlippen an, an welchen die viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes in das Darmdrüsenblatt umbiegt. An der Oberfläche des Rückens ist mittlerweile der Gegensatz zwischen Medullarplatte und Hornblatt deutlicher geworden, indem dort die Zellen zu langen Cylindern ausgewachsen sind, hier dagegen kubisch und später noch platter zu werden beginnen. Durch die Rückenrinne wird die Medullarplatte deutlich in eine linke und eine rechte Hälfte geschieden. Noch schärfer setzt sie sich darauf von ihrer Umgebung dadurch ab, daß sich ihre Ränder mehr und mehr über die Oberfläche erheben und so zwei Falten, die beiden Medullarwülste (*mf*), bilden, die in Fig. 311 B u. C in ihrem ersten Auftreten zu sehen sind.

Zur Zeit, wo an der Oberfläche sich die Nerven- oder Medullarrinne markiert, beginnt im Innern das mittlere Keimblatt einmal in den Spalt zwischen äußerem und innerem Keimblatt weiter ventralwärts hineinzuwachsen, bis beide Hälften in der Medianebene zusammenstoßen; zweitens löst es sich dorsalwärts aus dem Zusammenhang mit den umgebenden Anlagen (Fig. 311 A—C); seine parietale Lamelle trennt sich von der Chordaanlage, desgleichen seine viscerale Lamelle vom Darmdrüsenblatt, und beide verschmelzen hierauf mit ihren abgelösten Rändern untereinander. Das mittlere Keimblatt oder die Anlage des Leibessackes hat sich somit von seiner Umgebung abgeschnürt.

Gleichzeitig hat sich die Chordarinne in einen soliden Zellstrang umgewandelt und sich dabei in den Raum zwischen den freien Rändern des Darmdrüsenblattes ebenfalls wieder in genau derselben Weise wie beim Amphioxus hineingeschoben. Die Chorda nimmt daher jetzt eine Zeitlang an der oberen Begrenzung des Darmes teil und erscheint wie eine Verdickung seiner oberen Wand.

Auch dieses Stadium „der Einschaltung der Chorda in den Darm" verändert sich rasch durch einen zweiten Sonderungsprozeß. Die Chorda wird wie beim Amphioxus von der Begrenzung des Darmes und aus jedem Zusammenhang mit ihm ausgeschlossen dadurch, daß die aus großen Dotterzellen zusammengesetzten Hälften des Darmdrüsenblattes einander entgegenwachsen und in einer medianen Naht verschmelzen (Fig. 311 C). Schluß des bleibenden Darmes an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Leibessäcke vom inneren Keimblatt und Entstehung der Chorda dorsalis sind somit bei den Amphibien, wie beim Amphioxus, Prozesse, die auf das innigste ineinander greifen. Auch hier beginnt die Abschnürung der genannten Teile am Kopfende des Embryos und schreitet langsam nach hinten fort, wo noch lange Zeit bei allen Wirbeltieren eine Neubildungszone bestehen bleibt, durch deren Vermittelung das Längenwachstum des Körpers bewirkt wird.

Aehnlich wie bei Triton vollzieht sich nach der Angabe von Gasser (A. L. III [7], 1882, p. 88) die Entwickelung der Chorda bei Alytes. Wenn die Chordarinne sich schließt, kommt es hier sogar zur Ausbildung eines, wenn auch nur rudimentären Kanals, eines Chordakanals".

Hierauf geht auch die Umbildung der Nervenrinne zum Rohr bei Triton ihrer Vollendung entgegen, in einer Weise, welche für die Amphibien, die Elasmobranchier und die Amnioten typisch ist. (Fig. 312 A u. B). Die Medullarwülste sind über die Oberfläche weit hervor-

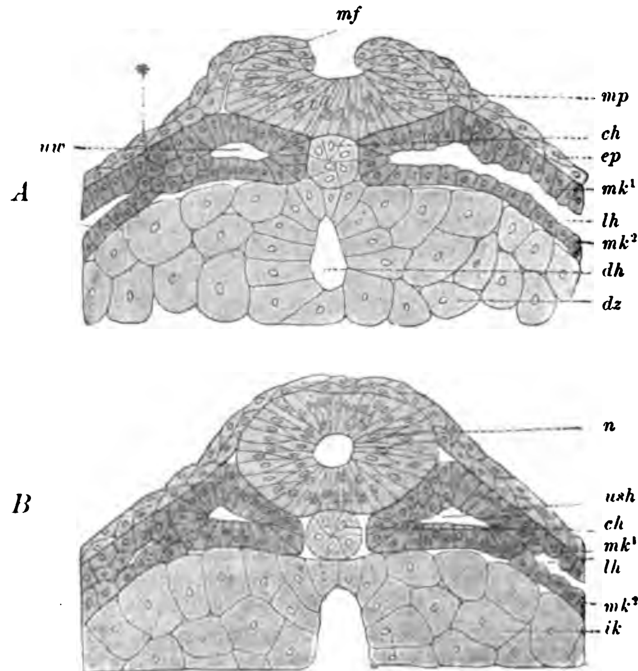


Fig. 312. Querschnitte durch die Rückenhälfte von 2 Tritonlarven. A Querschnitt durch ein Ei, dessen Medullarfurche dem Verschluß nahe ist. B Querschnitt durch ein Ei mit geschlossenem Nervenrohr und wohlentwickelten Ursegmenten. *mf* Medullarfalten. *mp* Medullarplatte. *n* Nervenrohr. *ch* Chorda. *ep* Epidermis oder Hornblatt. *mk* mittleres Keimblatt. mk^1 parietales, mk^2 viscerales Mittelblatt. *ik* inneres Keimblatt. *ush* Ursegmenthöhle.

getreten, sie legen sich dann mit ihren Rändern, an denen die dicke Medullarplatte sich in das Hornblatt umschlägt, nach der Medianebene um, wachsen einander entgegen, treffen sich und verschmelzen längs einer breiten Verwachsungsnaht, dem intermediären Substanzstreifen, in welchem sich 1) linker mit rechtem Rand der zusammengekrümmten Medullarplatte und 2) Hornblatt mit Hornblatt verbindet. Hieran schließt sich senkrecht zur Nahtfläche eine Abspaltung zwischen Hornblatt und Medullarrohr, welches dadurch in die Tiefe unter das Hornblatt als ein vom äußeren Keimblatt abgeschnürter Teil zu liegen kommt.

Während der Entwickelung von Chorda und Nervenrohr ist auch bei den Embryonen der Tritonen der Zeitpunkt eingetreten, auf welchem die Leibeshöhle deutlich zu erkennen ist (Fig. 311 C, 312). Im mittleren Keimblatt bildet sich ein immer größerer Spalt zwischen seinem parietalen und visceralen Blatt aus, zuerst am Kopfende und zu beiden Seiten der Chorda, und vergrößert sich von hier kaudal- und ventralwärts. Vom Standpunkt der Cölomtheorie weichen jetzt die auf früheren Stadien dicht aufeinander gepreßten Wandungen der Leibessäcke auseinander.

Gegen die zuerst von OSCAR HERTWIG gegebene Darstellung der Mesoblastbildung bei Triton hat sich ohne eigene Untersuchungen SEDG. MINOT in seinem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte ausgesprochen und bemerkt, „die Figuren sind offenbar schematisch und gerade in dem Punkte, auf welchen es bei HERTWIG's theoretischer Auffassung hauptsächlich ankommt, ungenau“. Hierzu sei bemerkt, daß SCHWINK bei seiner Untersuchung von Triton genau die gleichen Bilder wie HERTWIG erhalten und veröffentlicht hat, wie er denn auch in seiner Darstellung und Deutung der Befunde sich mit ihm in voller Uebereinstimmung befindet (L. K. III [4], 1889, p. 11).

Die Entwickelung des mittleren Keimblattes giebt bei den Anuren, von einigen unwesentlichen Modifikationen abgesehen, eine Reihe ähnlicher Befunde, wie bei den Urodelen. Daß auch hier die Verhältnisse vielfach in verschiedener Weise dargestellt und gedeutet werden, wird den nicht verwundern, der aus eigenem Studium weiß, welche Verwirrung die Geschichte der Keimblattlehre darbietet. Dazu trägt bei den Anuren, wie schon bei den Urodelen hervorgehoben wurde, nicht wenig der Umstand bei, daß sich gerade auf dem frühesten Stadium der Mesoblast nicht so scharf, wie etwas später, von den Dotterzellen abgrenzen läßt. Ein Erklärungsgrund hierfür scheint mir naheliegend. Solange die Zellen, wenn die Schichtenbildung im Gange ist, sich in stärkerer Weise aneinander verschieben und ihren Ort verändern, sind sie weniger fest zusammengeschlossen und markieren sich daher weniger als fest abgegrenzte Schichten, als später, wo die Zellenverschiebungen mehr zur Ruhe gekommen sind. Da man nun an dem toten Untersuchungsobjekt und an Schnitten die Richtungen, in welchen sich die Zellen aneinander vorbeibewegen, nicht direkt wahrnehmen kann, so muß man, um hierüber zur Klarheit zu kommen, sich ein Urteil durch Vergleichung und Kombination verschiedener Stadien, verschiedener Merkmale, verschiedener Tierarten verschaffen. Wenn man die ganze Reihe der Wirbeltiere im Auge hat, wird man das Wesentliche des Vorganges eher und richtiger erfassen, als bei Beschränkung auf ein Objekt. Bei erneuter Prüfung des Thatbestandes komme ich denn, wie schon früher, zu dem Ergebnis, daß bei den Anuren in ähnlicher Weise wie bei den Urodelen eine Schicht pigmentierter animaler Zellen bald nach Beginn der Gastrulation vom Urmund aus (mit Ausnahme seines zuerst entstandenen vorderen Bezirkes) zwischen Dotterzellen und äußeres Keimblatt als Anlage des Mesoblasts hineinwächst.

Die älteren Untersucher der Amphibien (REMAK, STRICKER, GOETTE u. a.) lassen sich das mittlere Keimblatt vom primären Entoderm einfach abspalten. SEDG. MINOT hält den entodermalen Ursprung des Mesoblasts für bewiesen (A. L. II 1894, p. 194), erklärt es dagegen für unsicher, ob der Mesoblast allein von der Primitivachse her auswachse und sich dann selbständig durch Vermehrung seiner Zellen ausbreite, oder ob er an der Peripherie durch Dotterzellen verstärkt werde (l. c. p. 176). Eine wesentlich andere Darstellung hat O. HERTWIG (L. K. III [1], 1883) zuerst gegeben. Von ihr bemerkt O. SCHULTZE, L. K. III [4], 1888, p. 21: „HERTWIG gebührt das Verdienst, zuerst deutlich ausgesprochen zu haben, daß die Anlage des Mesoblast schon während der Gastrulation erfolge und von dem Urmund ausgehe.“ „Er leitet das Mesoblast in richtiger Weise von dem Ektoblast ab, indem er sagt (l. c. p. 22): „Der Pigmentgehalt ist hier entscheidend und weist uns darauf hin, daß die Mesoblastzellen von den

Elementen der animalen Hälfte der Blastula abstammen müssen und daß nur vom Ektoblast aus eine Anlagerung neuer Elemente, ein weiteres Hineinwachsen, ausgehen kann. Die pigmentfreien Zellen des Darmentoblast sind hierbei jedenfalls unbeteiligt.“ O. Schultze glaubt (p. 8) eine irgendwie wesentliche Beteiligung des inneren Keimblattes an der Bildung des mittleren ausschließen und den Mesoblast unbedingt vom Ektoblast ableiten zu müssen. Ebenso läßt Lwoff (L. K. III [1], 1894) den Mesoblast von der Einwanderung animaler Zellen in der Umgebung des Urmundes entstehen.

Wie bei den Urodelen, kommt es dann auch bei den Anuren zu einer Verwachsung der Urmundränder, was sich an jüngeren und älteren Stadien, an Eiern mit rundem Blastoporus, wie an Embryonen mit Medullarplatte, mit tiefer Medullarrinne und mit sich schließendem Nervenrohr auf Schnittserien nachweisen läßt, wie die Figg. 313—319 lehren.

Fig. 314 ist ein Frontalschnitt, etwas vor der vorderen Urmundlippe eines Eies mit rundem Blastoporus (Fig. 313). In der Median-

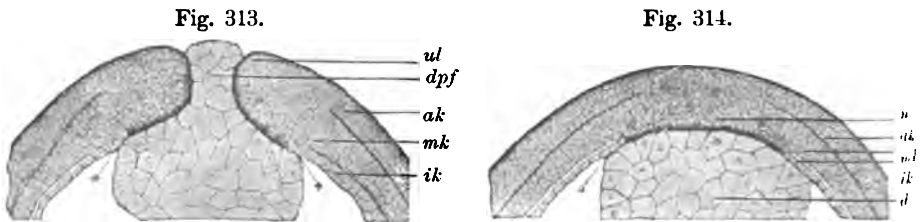


Fig. 313 u. 314. Zwei Schnitte durch den Urmund und die vor dem Urmund gelegene Verwachsungsnaht eines Eies von Rana fusca mit engem Blastoporus und kleinem, rundem Dotterpfropf, nach Hertwig. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *d* Dotter. *dpf* Dotterpfropf. *n* Naht. *ul* Urmundlippe. * Umschlagstelle der Darmlippe (Cölombucht).

ebene findet sich eine einzelne, ziemlich breite, kleinzellige Masse (Fig. 314 *n*), deren untere, den Urdarm begrenzende Fläche ebenso dunkel pigmentiert ist, wie die ektodermale Deckschicht. Seitwärts davon ist die Wand durch das Auftreten feiner Spalten deutlich in 3 Keimblätter gesondert; das innere ist eine einfache Lage von Dotterzellen, welche sich durch den Mangel von Pigmentkörnchen sowohl von den pigmentierten Mesoblastzellen, als auch von der eben erwähnten, noch dunkler pigmentierten unteren Zellenlage des Nahtstreifens scharf abheben. Die Grenze gegen letztere entspricht an den Durchschnitten durch Tritoneier der Stelle, die als Darmlippe bezeichnet wurde. Daß durch die Verschmelzung der Blastoporuslippen ein Bild, wie das eben beschriebene, zu stande kommen muß, wird man leicht verstehen, wenn man einen Schnitt durch den offenen Teil des Blastoporus (Fig. 313) näher betrachtet und seine Ränder sich zusammengelegt vorstellt. Die Urmundlippen (*ul*), zwischen welche der kleine Dotterpfropf (*dpf*) hineingewachsen ist, bestehen in großer Ausdehnung aus einer Masse kleiner, pigmentierter Zellen. Besonders stark pigmentiert ist die Deckschicht, welche auch auf die innere und untere Seite der Lippe sich fortsetzt bis zu einer Stelle, wo die Wand der Gastrula durch Spalten deutlich in 3 Blätter gesondert ist. Von diesen ist das innere Keimblatt eine einfache Lage heller, ziemlich pigmentfreier Zellen.

Die Stelle, wo es unterscheidbar wird, entspricht der oben erwähnten Darmlippe, deren freier Rand sich an die untere Fläche der Urmundlippe fest anlegt, und bezeichnet die peristomale Ursprungslinie des mittleren Keimblattes.

An älteren Embryonen werden in der Gegend der Urmundnaht diese Verhältnisse immer deutlicher und wird namentlich die Lippenbildung noch viel schärfer ausgeprägt; ich verweise zum Beleg auf die Durchschnitte von Froscheiern, bei denen sich die

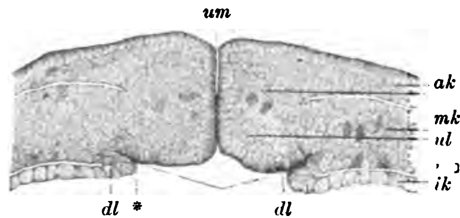


Fig. 315. Schnitt durch den Urmund eines Eies mit Rückenwülsten von Rana fusca, nach O. HERTWIG (1883, Taf. VII, Fig. 12). Buchstabenerklärung wie in Fig. 313. *um* Urmund. *dl* Darmlippe.

Medullarwülste zu erheben beginnen (Fig. 315), und von solchen, wo sie schon zum Rohr sich zusammenlegen (Fig. 316—319). Hier sind die Lippenbildungen sehr viel deutlicher als früher ausgeprägt, sowohl in der Umgebung des Blastoporus, als auch am Nahtstreifen, der auf diesen Stadien kürzer als früher ist. Zwischen Urmundlippe und Darmlippe (Fig. 315 u. 316) dringt eine kleine Strecke weit eine ziemlich tiefe, meist von stark pigmentierten Zellen umgebene Spalte * (wie die Cölombucht

Fig. 316.

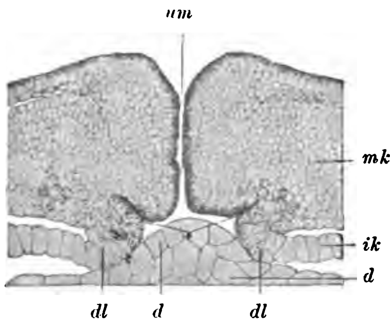


Fig. 317.

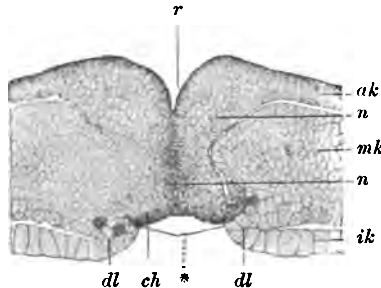


Fig. 318.

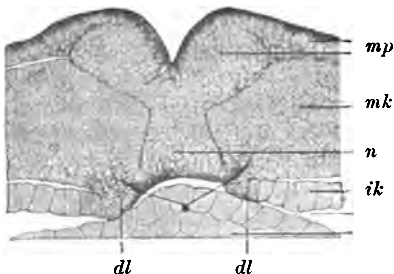


Fig. 319.



Fig. 316—319. Vier Schnitte durch den Urmund und die vor dem Urmund gelegene Differenzierungszone von einem Ei mit hoch erhobenen Medullarwülsten, die sich zum Verschluß zusammenneigen, nach HERTWIG (1883, Taf. VIII, Fig. 1—4). Buchstabenerklärung wie in Fig. 313. *dl* Darmlippe. *ch* Chordaanlage. *mp* Medullarplatte. *um* Urmund. *r* Rinne zwischen den verschmolzenen Urmundlippen. * Cölombucht.

bei den Selachiern) in das mittlere Keimblatt hinein. Die vorspringenden Darmlippen (*dl*) zeigen an ihrem Rand einen Umschlag der Dotterzellen des Darmdrüsenblattes in die pigmentierten Zellen des Mesoblasts.

Schnitte vor dem Blastoporus (Fig. 317) aus der Serie, welcher auch Figur 316 angehört, zeigen die Verschmelzung der Urmundränder zum Nahtstreifen. In Figur 317 schneidet in die verschmolzene Zellenmasse (*n*) von oben noch eine tiefe Rinne (*r*) ein. An der unteren Seite der Naht, welche sich durch größeren Pigmentreichtum auszeichnet, springen links und rechts die Darmlippen (*dl*) wie am offenen Teil des Blastoporus (Fig. 316 *dl*) hervor; auch eine Cölombucht ist, wenn auch etwas schwächer (Fig. 317*) noch zu erkennen, und dringt von ihr aus eine schwarz pigmentierte Linie in Verlängerung der pigmentierten unteren Seite des Nahtstreifens trennend in den Mesoblast hinein und trägt zur schärferen Markierung der Lippenbildung bei.

Bei Verfolgung der Schnittserie nach vorn sieht man, mögen nun jüngere oder ältere Stadien untersucht werden, wie sich das Zellenmaterial der Nahtlinie, der intermediäre Substanzstreifen, in Medullarplatte und Chorda sondert, wie ferner der Mesoblast sich median abgrenzt, und wie die Chorda in die Wand des Darmrohres eingeschaltet und wieder ausgeschaltet wird. Der ganze Prozeß ist im wesentlichen derselbe wie bei den Urodelen. Als Beweis sei auf die Durchschnitte durch die betreffende Gegend von verschieden alten Embryonen, Fig. 308—321. hingewiesen. Die beiden ersten Figuren sind Kopieen aus meiner älteren Abhandlung von 1883, die Figuren 320 u. 321 Photographieen nach neu angefertigten Präparaten, welche meine ältere Darstellung wieder bestätigen. Eine Besonderheit zeigen die Anuren nur darin, daß die Chordaanlage (*ch*) anstatt aus einer einfachen Schicht von Cylinder-

Fig. 320.

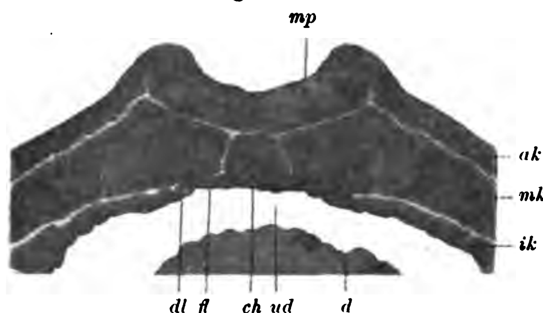


Fig. 321.

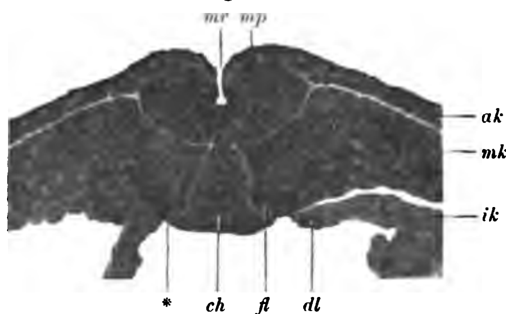


Fig. 320. Querschnitt durch einen Embryo von Rana fusca mit breiter Medullarrinne. (Buchstabenerklärung wie in Fig. 321.)

Fig. 321. Querschnitt durch ein älteres Stadium als in Fig. 320 von Rana fusca mit sich schließender Medullarrinne. *ak*, *mk*, *ik* äußeres, mittleres, inneres Keimblatt. *ch* Chorda. *dl* Darmlippe. *d* Dotter. *fl* flügelförmige Seitenfortsätze der Chorda. * Cölombucht. *mp* Medullarplatte. *mr* Medullarrinne. *ud* Urdarm.

zellen aus mehreren Zellenlagen besteht, daß die Darmlippen (*dl*) zumal auf jüngeren Stadien weiter auseinanderliegen, und daß der verdickte mittlere Teil der Chordaanlage links und rechts mit einer dünnen Platte pigmentierter Zellen wie mit zwei flügelförmigen, parachordalen Fortsätzen (*fl*) an sie heranreicht. An der Stelle, wo sie sich treffen finden sich gewöhnlich ziemlich tief einschneidende, parachordale Rinnen, welche die früher erwähnte Cölombucht (Fig. 320 u. 321*) nach vorn verlängern. Endlich ist noch als eine Besonderheit der Anuren zu erwähnen, daß die parachordalen Flügel sowie überhaupt die unterste Schicht der Chordaanlage zum dorsalen Abschluß des Darmrohres mitverwandt und von der Chorda, wenn sie sich vom Darmrohr ausschaltet, abgespalten werden.

Die Thatsachen, welche in den Figg. 313—321 dargestellt sind, wurden außer mir auch von mehreren anderen Forschern beobachtet, so die Lippenbildung zur Seite der Chordaanlage von Goette, Calberla, O. Schultze, Schwink u. a., der Nahtstreifen von Schultze, sie wurden aber von ihnen mit Ausnahme von Schwink als etwas Nebensächliches betrachtet.

Die Entstehung der parachordalen Rinnen und der Darmlippen suchten Goette und O. Schultze aus mechanischen Verhältnissen, z. B. aus dem Druck zu erklären, den die sich entwickelnden Ursegmentplatten mit ihren Kanten auf das Darmblatt ausüben. Ihnen hat sich in seinem Lehrbuch Sedg. Minot angeschlossen (A. L. II 1894, p. 194). Wenn Minot die parachordalen Rinnen als nur vorübergehende, unwesentliche Bildungen bezeichnet, so ignoriert er, daß sie vom Amphioxus an in jeder Klasse der Wirbeltiere, soweit genaue Beobachtungen vorliegen, haben nachgewiesen werden können, und daß die dargestellten Befunde eine Reihe von Stadien eines Entwickelungsprozesses bilden, in welchem der frühere für den Eintritt des späteren notwendig ist. Wie Schwink schon mit Recht hervorgehoben hat (L. K. III[4], 1889, p. 47), hat „O. Schultze seine Schlüsse einzig aus der Beobachtung von Rana gezogen. Eine volle Würdigung der Bilder ist jedoch nur möglich bei Berücksichtigung der Entwickelung auch anderer Tiere, speciell der Urodelen. Dann erst kommt man zu dem Resultat, daß die Vorgänge bei Anuren in den späteren Stadien keine nebensächliche Erscheinung darbieten, sondern eine sehr beachtenswerte."

Die vor dem Urmund gelegene Naht hat Oscar Hertwig (L. K. III[1], 1883) abgebildet und beschrieben; ihre allgemeine Tragweite aber erst später bei Aufstellung seiner Urmundtheorie (L, K. IV 1892) erkannt.

Oscar Schultze hat den Nahtstreifen bei Anuren dem Primitivstreifen der Amnioten verglichen, aber dabei insofern geirrt, als er den Streifen nicht von einer Verschmelzung der Urmundränder, sondern von einer linearen Verwachsung abgeleitet hat, welche sich unabhängig von dem Urmund und vor ihm zwischen dem zuvor getrennt gewesenen Ektoblast und Mesoblast, von hinten nach vorn fortschreitend, ausbilden soll. Der Vergleich ist meiner Ansicht nach nur mit einer Einschränkung richtig. Denn da schon der Blastoporus der Amphibien dem Primitivstreifen der Amnioten nebst Primitivrinne homolog ist, so kann die durch Verwachsung seiner Ränder entstandene Nahtstelle nur einer bestimmten Gegend, am vorderen Ende des Primitivstreifens, entsprechen, welche dieselbe Reihe von Erscheinungen wie bei den Amphibien darbietet. Daß eine solche Stelle bei den Amnioten, z. B. bei den Säugetieren am Hensen'schen Knoten und an einer kleinen, sich nach vorn anschließenden Strecke vorhanden ist, wird später nachgewiesen werden.

Zum Schluß noch einige Worte über die Mesoblastbildung bei den Gymnophionen, über welche allein die Untersuchungen von BRAUER vorliegen. BRAUER schließt sich in seiner Deutung an LWOFF und SCHULTZE an. Die von ihm mitgeteilten Beobachtungen (Fig. 322—324) sind, wie mir scheint, mit meiner Darstellung auf den vorausgehenden Seiten recht wohl vereinbar. Mit Bestimmtheit giebt er an, daß Chorda und mittleres Keimblatt, wie wir es auch bei den übrigen Amphibien gefunden haben, nur von animalen Zellen abstammen, die in geschlossener Schicht vom Urmundrand nach innen einwandern. Wie beim Frosch die Mesoblastzellen durch stärkere Pigmentierung, so unterscheiden sie sich hier durch geringere Größe, durch Fehlen von Dottereinschlüssen, größere Durchsichtigkeit und festere Aneinanderfügung gegenüber den vegetativen Zellen, die von größeren, in Osmiumsäure sich schwarz färbenden Dotterkügelchen durchsetzt sind. Während ich an der zwischen Ektoblast und Dotterzellen ausgebreiteten Schicht animaler Zellen (Fig. 322 und 325) einen medianen Streifen als Chordaanlage und zwei seitlichen Bezirke als die paarigen Mesoblastanlagen bezeichne, nennt BRAUER sie die Mittelplatte und die Seitenplatten. Ihre Zusammensetzung aus Zellen ist die gleiche wie bei den Urodelen. Denn „die Mittelplatte, welche die Anlage der Chorda bildet — also die Chordaanlage (HERTWIG) — besteht aus einer einfachen Lage von Cylinderzellen, während die Seitenplatten, welche das gastrale Mesoderm liefern — oder die paarigen Mesoblastanlagen (HERTWIG) — aus mehrschichtig gelagerten, polyedrischen Zellen zusammengesetzt sind“. Wie bei Triton krümmt sich später die anfangs platt ausgebreitete Chordaanlage zur Chordarinne ein, trennt sich dabei von den Seitenplatten und wird, während sie sich zu einem soliden Strang umbildet, vom Darmdrüsenblatt unterwachsen. Wie ferner die Querschnitte von BRAUER lehren, findet sich auch bei den Gymnophionen eine Region vor dem Blastoporus, in deren Bereich äußeres Keimblatt und Chordaanlage untereinander verschmolzen sind, also ein Nahtstreifen (Fig. 322 u. 323).

Dagegen besteht eine wichtige Abweichung in der Darstellung von BRAUER in Bezug auf das Verhältnis zwischen mittlerem und innerem Keimblatt. BRAUER läßt das mittlere Keimblatt zu Anfang seiner Entwickelung die Decke des Urdarmes bilden und darauf von der Seite her durch die am Boden des Urdarmes gelegenen vegetativen Zellen unterwachsen werden. Er nähert sich somit der Darstellung, wie sie WILL für den Gecko gegeben hat (vergl. den späteren Abschnitt). Die Abbildungen, auf welche diese Ansicht begründet wird,

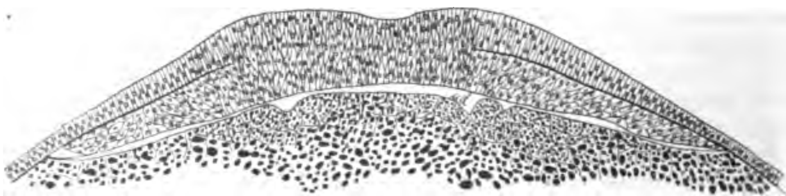


Fig. 322. Querschnitt durch einen Embryo von Hypogeophis alternans dicht vor dem Blastoporus. Nach BRAUER (A. L. III[7], 1897, p. 424, Fig. L c.). In den Figuren 322—325 bedeuten: *ud* Urdarm. *en* inneres, *ms* mittleres Keimblatt. *dp* Dotterpfropf. *mp* Mittelplatte = Chordaanlage. *sp* Seitenplatte = mittleres Keimblatt.

geben mir indessen zu einigen Zweifeln Anlaß. So ist mir die Angabe auffallend, daß in Figur 322 der Urdarm sich seitwärts von der Naht bis an den zugeschärften Rand des Mesoblasts ausdehnen soll. Mir scheint hier infolge ungenügender Konservierung der dotterreichen Eier eine Verbindung, und zwar seitlich von den am Boden des Urdarmes eingezeichneten Rinnen zwischen innerem und mittlerem Keimblatt eingerissen zu sein, eine Verbindung, wie sie bei Triton (Fig. 307 u. 311 A) besteht und beim Frosch (Fig. 315 u. 321 *dl*) als Rand der Darmlippen beschrieben wurde. Sie wird auch bei den Gymnophionen bei weiteren Untersuchungen gewiß noch gefunden werden. Denn eine derartige Ausdehnung des Urdarmes unter dem ganzen Mittelblatt entlang bis an das äußere Keimblatt ist mir von keinem anderen Objekt bekannt.

In derselben Weise scheinen mir die Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo (Fig. 323 und 324) beurteilt werden zu müssen.

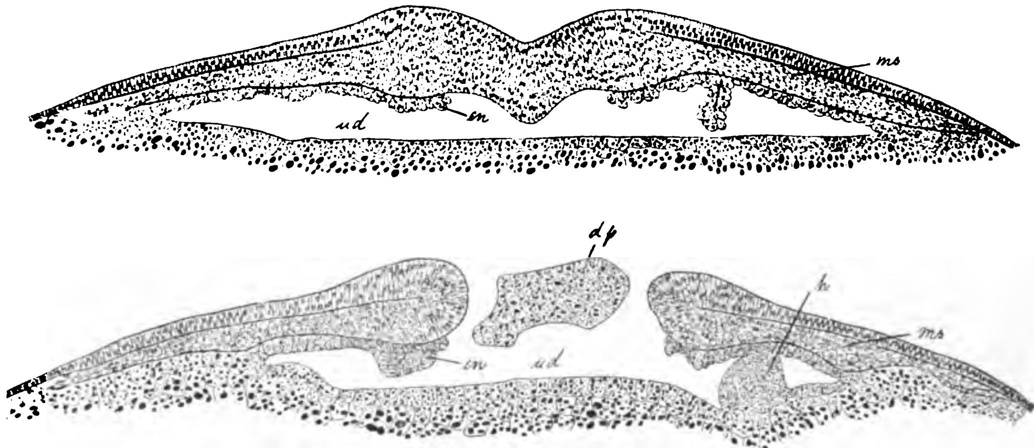


Fig. 323 und 324. Zwei Querschnitte durch einen Embryo von Hypogeophis alternans, nach BRAUER (l. c. p. 432, Fig. 8 a und b).

In Fig. 323 ist das Mittelblatt links und rechts von einer einfachen Lage vegetativer Zellen überzogen, von denen nur die untere Seite der Chordaanlage frei gelassen wird. Auch der dazu gehörige Schnitt durch den Blastoporus selbst (Fig. 324) zeigt schon am Rand der Urmundlippe, an welchem sich das äußere in das mittlere Blatt deutlich umschlägt, daß an diesem das Darmdrüsenblatt beginnt. Die Bilder entsprechen vollständig den vom Triton und Frosch beschriebenen, bis auf den einen Umstand, daß BRAUER das Darmdrüsenblatt mit einem freien Rand enden und haarscharf vom Mittelblatt getrennt sein läßt, so daß der Zwischenspalt sich in den Urdarm öffnen würde. Spätere Untersucher mögen ihr Augenmerk darauf richten, ob nicht auch hier ein Zusammenhang und Uebergang in Form einer Darmlippe, wie bei den übrigen Amphibien, vorhanden ist.

Endlich diene noch zum Vergleich mit Fig. 307 u. 311 A von einem Tritonembryo ein Schnitt durch die Gegend vor dem Nahtstreifen (Fig. 325) aus derselben Schnittserie, der Fig. 322 angehört. Die Uebereinstimmung ist ebenfalls wieder eine vollständige, bis auf den einen Punkt, daß BRAUER das Darmdrüsenblatt mit freiem Rand seitlich

von der Chordaanlage aufhören läßt an der Stelle, wo ein organischer Zusammenhang mit dem Mittelblatt in Form einer Lippenbildung nach meiner Darstellung vorhanden sein müßte.

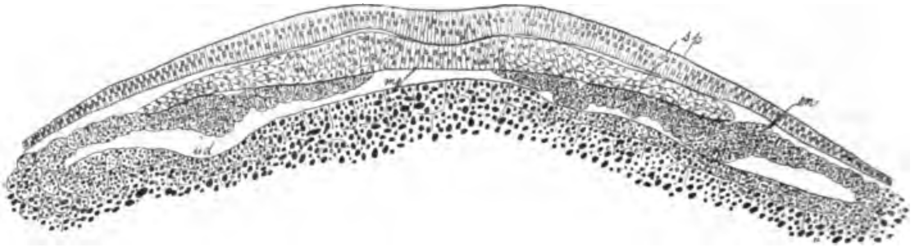


Fig. 325. Querschnitt in größerer Entfernung vor dem Urmund durch einen Embryo von Hypogeophis alternans aus derselben Schnittserie, der Fig. 322 angehört, nach BRAUER (l. c. p. 426).

Alles in allem scheinen mir die Eier der Gymnophionen ein sehr günstiges Untersuchungsobjekt zu sein, das eine sehr große Uebereinstimmung mit den Urodelen aufweist und vor ihnen den großen Vorteil hat, daß infolge der bedeutenderen Größe der Eier man leichter tadellose Querschnittserien erhalten kann.

Die Entwickelung von After und Schwanz.

Ueber das letzte Schicksal des Urmundrestes, über die Entstehung des Afters und des Schwanzes, sind gerade bei den Amphibien zahlreiche Untersuchungen von SCHANZ, GOETTE, ERLANGER, ROBINSON, ZIEGLER, von mir und BRAUER angestellt worden und haben zu ziemlich übereinstimmenden Ergebnissen geführt, durch welche die Verwirrung, die in der Frage nach der Afterentwickelung herrschte, beseitigt worden ist. Bekanntlich machten sich hier drei verschiedene Ansichten geltend. Nach der älteren Auffassung soll der After wie der Mund eine Neubildung sein und dadurch entstehen, daß sich am hinteren Körperende die Haut zu einer Grube einsenkt und später in den Enddarm durchbricht. Nach einer zweiten Ansicht, die durch das Studium von Petromyzon und Amphibien gewonnen wurde, soll der ganze Urmund direkt zum After werden. Eine dritte Gruppe von Forschern endlich (SCHANZ, BONNET, GOETTE, ERLANGER, ROBINSON, ZIEGLER, HERTWIG, BRAUER etc.) nimmt zwar auch eine Beziehung des Urmundes zum After an, aber nur zum hintersten Teil desselben. Sie läßt sich den Urmund in 2 Oeffnungen zerlegen. in eine vordere, welche in das hintere Ende des Nervenrohres aufgenommen wird (Canalis neurentericus, Chordablastoporus) und in eine hintere Oeffnung, die zum After wird (Afterblastoporus, Afterkanal).

Die Richtigkeit der dritten Ansicht ist bei den Amphibien leicht zu bestätigen. Wir beginnen von dem Stadium, wo der offene Teil des Urmundes am Froschei einen kleinen Ring bildet, aus welchem der Dotterpfropf als helle Masse nach außen hervorschaut (Fig. 326 A). Von jetzt ab geht im Laufe weniger Stunden, wie sich an einem und demselben Ei bei kontinuierlicher Beobachtung leicht verfolgen läßt, die ringförmige in eine spaltförmige Oeffnung (Primitivrinne) über, indem linker und rechter Urmundrand einander entgegenwachsen. In

der Mitte der Rinne verdicken sich die beiden Urmundränder, verwachsen miteinander und zerlegen die Rinne dadurch in eine vordere und in eine hintere kleine Oeffnung (Fig. 326 B). Die vordere wird zum Canalis neurentericus, die hintere dagegen zum After. Die sie trennende, durch Verwachsung gebildete Brücke liefert die Anlage des Schwanzes, an dessen Wurzel der After zu liegen kommt; sie kann daher als Schwanzknospe bezeichnet werden.

Das in der Schwanzknospe enthaltene Zellenmaterial ist seiner Entstehung nach ursprünglich auf zwei durch den Urmund getrennte Hälften verteilt gewesen und hat sich erst durch Verschmelzung zu

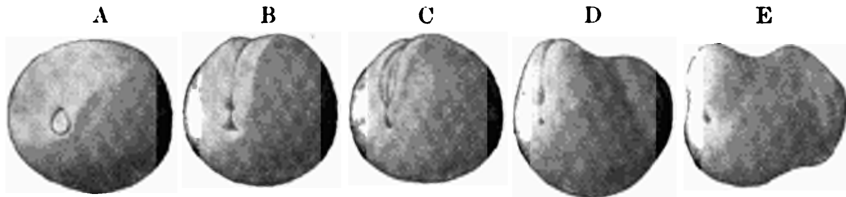


Fig. 326 A—E. Oberflächenbilder von Rana temp., nach ZIEGLER, 1892.

einer unpaaren Knospe vereinigt. Es erklären sich hieraus interessante Mißbildungen, bei denen zuweilen eine Verdoppelung des Schwanzes mit einer ausgedehnten Urmundspalte verbunden ist, worüber im 4. Kapitel noch besonders gehandelt werden wird.

Die weitere Entwickelung von Canalis neurentericus, Schwanz und After gestaltet sich nun folgendermaßen: Indem sich die Medullarwülste weiter nach hinten ausdehnen, kommt der Canalis neurentericus bald in ihr Bereich zu liegen und wird, wenn sie sich zum Nervenrohr schließen, von außen nicht mehr sichtbar (Fig. 326 C—E). Es tritt jetzt der von KOWALEVSKY und von GOETTE zuerst beschriebene Zustand ein, wo Nervenrohr und Darmkanal zusammen ein U-förmig beschaffenes Rohr bilden, an dessen Umbiegungsstelle der Canalis neurentericus gelegen ist. Auf diesem Stadium ist an der Oberfläche des Embryos als letzter auf den Urmund zurückzuführender Rest nur noch der After als ein kleines Grübchen zu sehen (Fig. 326 E). Ueber ihn wächst die Schwanzknospe, welche jetzt das hintere Ende des Körpers bezeichnet, als Höcker herüber, an Länge rasch zunehmend.

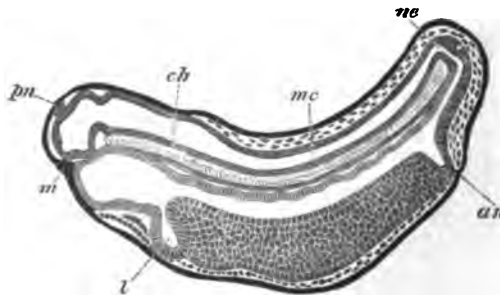


Fig. 327. Längsschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator (nach GOETTE). *m* Mund. *an* After. *l* Leber. *ne* Canalis neurentericus. *mc* Medullarrohr. *ch* Chorda. *pn* Zirbeldrüse.

Hervorgegangen aus einer Verschmelzung eines Bezirkes der Urmundränder, enthält die Schwanzknospe auch das Anlagematerial für die in der Umgebung des Urmundes entstehenden Organe, für Nerven-

rohr und Chorda, sowie auch mittleres und inneres Keimblatt in ihre Zusammensetzung mit eingeht. Das innere Keimblatt wächst nach rückwärts vom After, in demselben Maße, als sich der Schwanz verlängert, in einen dünnen Strang aus, der, wie die Abbildung von Bombinator (Fig. 327) nach Goette zeigt, längere Zeit eine kleine Höhle einschließt. Der Strang wird in der Litteratur als Schwanzdarm oder postanaler Darm bezeichnet und geht durch den Canalis neurentericus, der mit der Verlängerung des Schwanzes bis an sein Ende mitgewandert ist, in das hintere Ende des kaudalen Nervenrohres über. Später schwindet der Zellenstrang, nachdem er seine Höhlung verloren hat, und löst sich in andere Gewebe auf.

Das Längenwachstum des Schwanzes geschieht in derselben Weise, wie der ganze Körper in die Länge gewachsen ist. Von einer Wachstumszone aus, welche an der Schwanzspitze in der Umgebung des Canalis neurentericus liegt und an welcher wie am Urmundrand äußeres, mittleres und inneres Keimblatt zusammentreffen und eine kleinzellige Masse bilden, empfängt das Nervenrohr und die Chorda neuen Zuwachs, und setzt sich von hier aus wie bei der Verlängerung des Rumpfes Ursegment an Ursegment an.

In der weiteren Entwickelung des Afters lassen sich bei den Amphibien zwei Modifikationen unterscheiden. Im einen Fall (Fig. 328 A und B) bleibt der zum After werdende Urmundrest immer durchgängig. Es läßt sich dieser Zustand beim Frosch durch künstliche Eingriffe hervorrufen, durch welche sich ein abnorm großer Rusconi'scher Dotterpfropf auch auf späteren Stadien erhält. Die einzige Veränderung besteht hier darin, daß sich der Urmundrand (Fig. 328 A) in Afterrand (Fig. 328 B) umwandelt. Der Urmundrand ist charakterisiert durch 2 Lippen, die an ihm zusammentreffen, durch die Urmund- und durch die Darmlippe, welche durch eine Einkerbung voneinander gesondert sind. An der Urmundlippe schlägt sich das äußere, an der Darmlippe das innere Keimblatt in den Mesoblast um. Damit der definitive Afterrand zu stande kommt, muß sich das mittlere Keimblatt von den beiden Grenzblättern ablösen. Dadurch werden die Leibessäcke in dieser Gegend geschlossen; äußeres und inneres Keimblatt gehen direkt ineinander über.

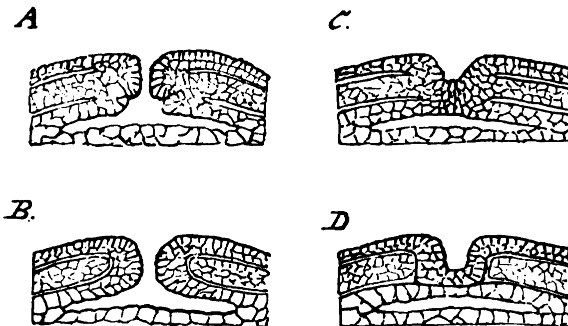


Fig. 328. Vier Schemata um die Umwandlung des letzten Restes des Urmundes in den After zu veranschaulichen.

Bei Alytes stellt diese erste Modifikation die Norm dar. Nach Gasser (A. L. III [7], 1882, p. 85) wird hier „der ursprünglich angelegte Blastoporus direkt zum bleibenden After des Tieres“. „Ein Verschluß, wie er von Goette für den Bombinator angegeben wird, und ein späterer Durchbruch des eigentlichen, bleibenden Afters kommt hier nicht zur Beobachtung.“

Im zweiten Fall, welcher der gewöhnliche zu sein scheint, verlöten die Urmundränder in der späteren Aftergegend, wenn auch nur vorübergehend, miteinander (Fig. 328 C). Dann löst sich, wie im ersten Fall, das mittlere Keimblatt von den Grenzblättern ab (Fig. 328 D). Auf diese Weise bildet sich in der Aftergegend eine kleine Grube, die nur durch eine dünne Epithellamelle, die A f t e r m e m b r a n, vom Enddarm getrennt ist. Die Aftermembran, in deren Bereich das mittlere Keimblatt fehlt, ist aus zwei einfachen Lagen von Ektodermzellen und von Entodermzellen zusammengesetzt. Der After wird hier erst auf einem späteren Entwickelungsstadium dadurch durchgängig, daß die Verschlußmembran in ähnlicher Weise wie am Boden der Mundbucht atrophiert und einreißt.

Nachtrag. Nachdem das Manuskript von Kap. III schon in die Druckerei gegeben war, ist noch eine umfangreiche, gründliche und gute Abhandlung von A. Brachet (L. K. III [4], 1902) über die Entwickelung der Keimblätter bei Siredon pisciformis und Rana temporaria erschienen. Ich nehme daher Gelegenheit, da es noch möglich ist, in einem Nachtrag auf einige Hauptpunkte der Arbeit näher einzugehen.

Im großen und ganzen stimmt Brachet in seinen Ergebnissen mit der von mir gegebenen Darstellung überein, in mehreren wichtigen Punkten aber ist er zu erheblich abweichenden Ansichten gekommen. Allerdings scheint mir auch hier die Abweichung weniger auf einer Verschiedenheit der durch Serienschnitte erhaltenen Befunde, als auf einer verschiedenen Deutung zu beruhen.

Was zunächst die G a s t r u l a t i o n betrifft, so unterscheidet Brachet an ihr zwei Phasen und zwei sehr verschiedene Prozesse. Die eine Phase und den einen Prozeß bezeichnet er als „clivage gastruléen". Der Prozeß besteht darin, daß an der Randzone Goette's eine oberflächliche Lage von Zellen, während sie durch fortgesetzte Teilung kleiner werden, sich von den tiefer gelegenen und größeren Dotterzellen durch einen Spalt abgrenzt. Brachet nennt den Vorgang „auch eine Pseudoinvagination der Zellen am Boden der Furchungshöhle und eine Pseudoepibolie der Zellen von der Decke", und er betrachtet als „das Endergebnis hiervon die Bildung einer umhüllenden Zellenlage und einer eingehüllten Masse. Die Uebergangsstelle beider, welche die Form eines Ringes hat, deutet er als einen virtuellen Blastoporus, der später mit der Entstehung der Urmundlippen in einen reellen Blastoporus umgewandelt wird.

Es ist richtig, daß bei den Amphibieneiern ein Prozeß, wie ihn Brachet als „clivage gastruléen" beschrieben hat, stattfindet. Er ist, je dotterreicher die Eier sind, um so mehr ausgeprägt, am meisten daher an den großen Eiern von Salamandra mac. Hier ist er von Grönroos (L. K. III [4], 1898) beobachtet worden. Eine noch größere Ausdehnung gewinnt er bei den meroblastischen Eiern, wie die spätere Darstellung lehren wird. Denn in demselben Maße, wie sich bei diesen der Rand der Keimscheibe auf der Dottermasse ausbreitet, weitet sich auch die Furchungshöhle seitlich aus und spaltet an der Peripherie eine kleinzellige zusammenhängende Zellenlage, die schließlich äußeres Keimblatt wird, von der den Boden bildenden Dottermasse ab.

Während ich so in der Konstatierung der nackten Thatsachen vollkommen mit Brachet übereinstimme, kann ich auf der anderen Seite seine Deutung und Namengebung nicht zu der meinigen machen. In der „clivage gastruléen" erblicke ich eine Fortsetzung des Prozesses, welcher

vom Beginn der Furchung an zur Bildung einer Furchungs- oder Keimblasenhöhle (eines Blastocöls) durch Auseinanderweichen der Embryonalzellen geführt hat. Die Keimblasenhöhle dehnt sich als Spalte bei dotterreichen Eiern seitwärts und ventralwärts immer weiter aus. In Konsequenz dieser Anschauung kann ich ferner auch nicht in der Uebergangsstelle der abgetrennten, kleinzelligen Decke in den großzelligen Boden der Keimblase einen virtuellen Blastoporus erblicken in der von Brachet geäußerten Weise; und hiermit hängt es wieder zusammen daß ich stets denjenigen Autoren entgegengetreten bin, welche den Keimscheibenrand der meroblastischen Eier zum Urmundrand gestempelt haben, was auch die Meinung von Brachet ist. Ich habe hierfür den Namen „Umwachsungsrand“ eingeführt. Ich halte in der Frage an dem Grundsatz fest, den ich in der Einleitung auf p. 708—709 besprochen habe.

In seiner Darstellung der zweiten, von ihm unterschiedenen Phase der Gastrulation schließt sich Brachet dem Standpunkt von Moquin Tandon, Houssay, Assheton an, den ich schon früher beschrieben habe. (p. 744). Er glaubt, den Vorgang nicht als eine Einstülpung bezeichnen zu können. „Il n'y a pas trace d'invagination“, bemerkt er in seinem Resumé vom Axolotlei (p. 27), „la fente archentérique se creuse au milieu des grosses cellules vitellines.“ „Il n'est pas douteux que la fente archentérique se soit creusée par délamination (par orientation cellulaire dans l'endoblaste).“ Demgegenüber hebe ich noch einmal ausdrücklich hervor, daß die Bilder, wie sie Serienschnitte durch verschiedene Stadien der Gastrulation liefern, mir deutlich dafür zu sprechen scheinen, daß ein Einwärtswandern von Zellenmaterial gleichzeitig mit der Bildung der dorsalen Urmundlippe stattfindet, daß die Zellen sich in ausgiebiger Weise aneinander verschieben und vorbeigleiten und daß hierbei ein von außen nach innen sich mehr und mehr einsenkender enger Spaltraum erscheint, der sich bald zur Urdarmhöhle ausweitet. Ein solches Geschehen muß ich eine Invagination nennen und dem Vorgang, wie sich beim Amphioxus die Keimblase in einen Becher umwandelt, für prinzipiell gleichwertig halten.

Bei der Stellungsnahme Brachet's zum Gastrulationsprozeß kann es nicht wunder nehmen, daß er von einer Entwickelung des mittleren Keimblattes der Amphibien nach dem Prinzip der Cölomtheorie erst recht nichts wissen will. Aus seiner Darstellung zieht Brachet vielmehr den Schluß: „Le mode de développement du mésoblaste tel que nous venons de le décrire est en effet radicalement différent de celui admis par Hertwig.“ Doch räumt er ein, daß man auf Grund späterer Befunde und selbst auch mancher Bilder frühzeitiger Stadien zu einer Deutung, die der Cölomtheorie entspricht, gelangen könne, wofür Bellonci als Beispiel angeführt wird. „Si l'on n'avait sous les yeux que des stades avancés du développement, on croirait facilement que le mésoblaste et la voûte de l'archentéron procèdent d'une invagination des cellules du feuillet externe“ (p. 75). Als einen Befund von einem frühen Stadium, der irreführen könnte, verweist Brachet auf seine Fig. 27. die ich absolut naturgetreu in Fig. 329 reproduziert habe und die einem Durchschnitt durch ein gleich altes Stadium von Triton (Fig. 301) entspricht. Es ist ein Durchschnitt durch eine Gastrula vom Axolotl mit rundem Blastoporus, von welchem bemerkt wird: „Le seul examen de la fig. 27 pourrait faire croire, que les fentes archentériques s'enfoncent dans le mésoblast et que la description et l'interprétation d'O. Hertwig se trouvent ainsi justifiées‘ (p. 76). Dagegen hebt Brachet hervor.

daß die Urdarmspalten (*Bl*), welche in ihrer Verlängerung in den Mesoblast einzudringen scheinen, vielmehr in den Spaltraum führen, der mittleres und inneres Keimblatt voneinander trennt, eine Ansicht, die auch von GOETTE für Petromyzon und von BRAUER für Gymnophionen geäußert worden ist. Was ich früher in Bezug auf diesen Punkt gegen GOETTE (p. 728 u. 729) und BRAUER (p. 763 u. 764) geltend gemacht habe, muß ich auch gegenüber BRACHET aufrecht halten. In Fig. 329 würde eine Verlängerung des den Dotterpfropf umgebenden Spaltraumes *Bl* in die linke und rechte Mesoblastwucherung hinein zu verlegen sein und so die geschlossene Mesoblastfalte in eine offene verwandeln.

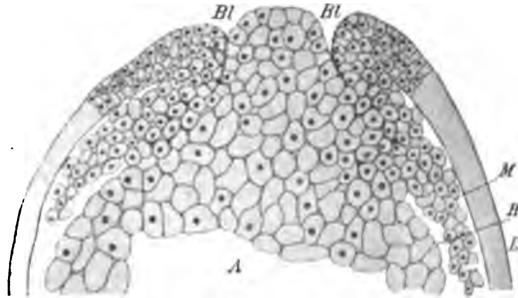


Fig. 329. Frontalschnitt durch eine Gastrula vom Axolotl vom Stadium VIII, nach BRACHET (1902, Taf. II, Fig. 27). *Bl* Blastoporus. *A* Urdarm. *E* Ektoblast. *H* Endoblast. *M* Mesoblast.

BRACHET läßt das mittlere Keimblatt der Amphibien durch Delamination an der Oberfläche des Endoblasts der Gastrula und ausschließlich auf Kosten der Elemente dieses Blattes entstehen. Wie er bei der Gastrulation eine clivage gastruléen, so unterscheidet er bei der Mesoblastentwickelung eine clivage mésoblastique (p. 191): „Le mésoblaste commence à se séparer de dehors au dedans par un véritable clivage des cellules dont il provient, tout en restant largement en continuité avec la voûte de la fente archentérique“ (p. 66). Wegen weiterer Begründung seiner Auffassung von der Mesoblastbildung muß auf die Originalabhandlung verwiesen werden. Doch möchte ich zur Erklärung des abweichenden Standpunktes von BRACHET noch einen, wie mir scheint, sehr wesentlichen Punkt hervorheben. Nach meiner Meinung berücksichtigt BRACHET hier ebenso wie bei seiner Darstellung des Gastrulationsprozesses zu wenig, daß die Zellen auf den frühen Embryonalstadien nicht an den Stellen, wo wir sie an Durchschnitten fixiert finden, auch früher gelegen haben, sondern daß in ausgedehntem Maße, wie ich aus manchen Umständen schließe, Verschiebungen der embryonalen Zellen aneinander und Wanderungen (oft in entgegengesetzten Richtungen in den nebeneinander liegenden Schichten) stattfinden.

Nachdem ich zuerst die Differenzpunkte zwischen BRACHET und mir besprochen und gezeigt habe, daß sie vorwiegend auf einer verschiedenen Deutung sonst ähnlicher Befunde beruhen, will ich nicht unterlassen, auch auf vielfache Uebereinstimmungen aufmerksam zu machen. So konnte BRACHET, wie es RÖTHIG und mir gleichfalls bei Tritoneiern ergangen ist, beim Axolotl die von SEMON bei Ceratodus und von BRAUS bei Triton beschriebene Rückennaht oder ektodermale Mediannaht nicht auffinden (p. 109). Den peristomalen Mesoblast läßt er in der von mir dargestellten Weise im weiteren Verlauf der Entwickelung in gastralen Mesoblast übergehen. Ferner stimmt er mit mir darin überein, daß bei den Amphibien eine Konkrescenz der Urmundlippen stattfindet und daß nur die Ausdehnung der durch Verwachsung gebildeten Körperstrecken noch strittig sein könne. Mit Recht hebt er gegen KOPSCH hervor „que

d'après ses observations même, il y a en réalité une concrescence, moins étendue certes, que Roux et Hertwig ne l'admettent, mais qui n'en existe pas moins" (p. 161).

Brachet unterscheidet, wie ich es oben gethan habe, auf späteren Stadien eine vor dem offenen Teil des Urmundes gelegene, kurze, geschlossene Strecke und nennt sie den Primitivstreifen des Froscheies (p. 184). „Cette courte ligne primitive paraît être la trace de la fermeture du blastopore et les dispositions sont telles que si les lèvres latérales s'étaient fusionnées sur la ligne médiane" (p. 184). „Elle doit en effet être interprétée comme étant la trace du cheminement et de la soudure des lèvres blastoporales. Au sur et à mesure que le blastopore se ferme, les parties antérieures de la ligne primitive se differencient. La corde dorsale a avec les lèvres blastoporales des relations génétiques certaines" (p. 187). „La région blastoporale constitue une véritable zone de croissance" (p. 199). Brachet wendet sich daher auch gegen die von Goette, Lwoff, Brauer, Schultze etc. vertretene Ansicht, daß die Chorda ihren Ursprung aus dem Mesoblast nehme. Er bezeichnet sie als eine Bildung „d'origine blastoporale" (p. 217).

Die Dipneusten.

Ueber die Entwickelung der Dipneusten haben uns die wichtigen Untersuchungen von Semon (A. L. III [6], 1901) und Kerr (A. L. III [6], 1900) einige Aufschlüsse gebracht. Beide Arbeiten bilden eine Ergänzung zu einander. Semon hat Ceratodus Forsteri, Kerr hat Lepidosiren paradoxa untersucht; leider liegen von Kerr bisher nur die Beschreibungen der Oberflächenbilder vor, während die Schnittuntersuchung für später in Aussicht gestellt ist. Doch läßt sich auch schon hieraus ersehen, daß die Keimblätterbildung in ihren großen Zügen mit den von Petromyzon, den Accipenseriden und Amphibien bekannten Verhältnissen vielfach übereinstimmt.

Die totale inäquale Furchung führt bei den Dipneusten zu einer Keimblase, an deren unterer, unpigmentierter, vegetativer Fläche der Urmund etwas unter dem Aequator als ein querer Spalt angelegt wird. Bei Ceratodus nimmt derselbe später die Form eines Halbkreises, zuweilen auch eines Hufeisens an, dessen Konvexität nach dem animalen Pol gerichtet ist. Indem die Enden der Einstülpungsrinne nach abwärts wachsen und sich vereinigen, kommt ein geschlossener, entweder kreisförmiger oder elliptischer Blastoporus zu stande, von welchem eine Gruppe großer vegetativer Zellen als Dotterpfropf umschlossen wird. Dann wandelt sich der elliptische Urmund in einen Längsspalt um (Fig. 330), welcher die Zellen des Dotterpfropfes nicht mehr nach außen hervortreten läßt.

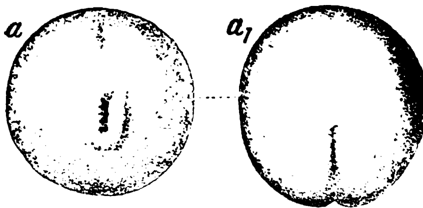


Fig. 330. Spätes Gastrulastadium von Ceratodus mit spaltförmigem Urmund. *a* von hinten. *a*¹ vom Rücken aus gesehen, nach Semon (A. L. III [6], 1893).

Einen etwas anderen Verlauf bietet Lepidosiren dar. Es bildet sich eine Einstülpungsrinne, die $^1/_3$ des Eiumfanges beträgt und bald

eine Krümmung erfährt, deren Konvexität aber hier nach dem animalen Pol zu gekehrt ist. Anstatt sich weiterhin zu vergrößern, wird die Einstülpungsrinne im Gegenteil auf einen kleineren Bezirk eingeschränkt. Von dieser Stelle oder der dorsalen Urmundlippe abgesehen, gehen der kleinzellige und der großzellige Teil der Eieroberfläche längere Zeit ohne scharfe Abgrenzung ineinander über. Zum Ring schließt sich die Einstülpungsöffnung erst sehr spät unter Ausbildung einer ventralen Urmundlippe. KERR ist daher der Meinung, daß Lepidosiren nach der Art seiner Gastrulation eine Mittelstellung zwischen Amphibien und Elasmobranchiern einnimmt.

Auch in der Entwickelung des Centralnervensystems bieten Ceratodus und Lepidosiren einige Unterschiede dar.

Ceratodus schließt sich ganz an die Amphibien an. Wenn der Blastoporus (Fig. 331b) zu einem engen Schlitz geschlossen ist, bilden sich, durch einen weiten Abstand voneinander getrennt, zwei stark über die Oberfläche vorspringende Medullarwülste aus (Fig. 331b_1) und wandeln sich (Fig. 332—333) durch Verwachsung ihrer Ränder in ein Medullarrohr um, das von Anfang an mit einer Höhle versehen ist.

Fig. 331.

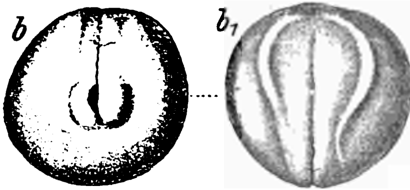


Fig. 332.



Fig. 333.



Fig. 331. Ei von Ceratodus mit Medullarplatte; b vom spaltförmigen Urmund, b_1 vom Rücken aus gesehen, mit Rückenrinne, nach SEMON.

Fig. 332. Ei von Ceratodus mit weit entwickelten Medullarwülsten, nach SEMON.

Fig. 333. Ei von Ceratodus mit Medullarwülsten, die sich zum Rohr zu schließen im Begriff sind, nach SEMON, l. c.

In der Mitte der Medullarplatte und in ihrer ganzen Länge hat SEMON in seiner ersten Veröffentlichung über Ceratodus eine „lineare Naht" (Fig. 331 b b_1, Fig. 332) beschrieben und sie als Urmundnaht bezeichnet, davon ausgehend, daß sie durch ein von vorn nach hinten fortschreitendes Verwachsen der Urmundränder entstanden sei. Von dieser Deutung ist SEMON in seiner zweiten, soeben veröffentlichten Arbeit (A. L. III [6], 1900) auf Grund einer Untersuchung von Durchschnitten zurückgekommen. „Die ektodermale Mediannaht", heißt es jetzt daselbst, „ist ein Ektodermspalt, der sich von der dorsalen Lippe des Urmundes aus in gewissen Stadien durch die ganze Länge der Medullarplatte bis in die Gegend des queren Gehirnwulstes erstreckt. Die darunter befindliche dorsale Urdarmwand wird von dieser Spaltbildung nicht betroffen. Obwohl die Bildung also in den Urmund ausläuft und auch ihrer Entstehung nach in einem gewissen ursächlichen Zusammenhang mit ihm steht, darf sie doch nicht als nahtförmig geschlossener Urmund bezeichnet und Urmundnaht benannt werden, wie ich es früher gethan habe. Bis nicht weitere Beobachtungen über die Entwickelung der Naht am lebenden Objekt und ergänzende Experimente vorliegen, bleibt ihre Entstehungsweise hypothetisch"

(1900, p. 328). SEMON hebt in seiner Arbeit (1900, p. 318) noch hervor, daß derselbe Spalt in der Medullarplatte wie bei Ceratodus auch bei Amphibien wahrscheinlich vorkomme und von BRAUS (1895) auch bei Triton nachgewiesen worden sei, wo er natürlich nicht mit der bekannten HERTWIG'schen Rückenrinne (sillon médian VAN BAMBEKE) zu verwechseln sei". Nun ist aber, wie ich mich neuerdings wieder überzeugt habe und auch von RÖTHIG (L. K III [4], 1901) hervorgehoben worden ist, das Gebilde, das BRAUS nach Flächenbetrachtung von Tritoneiern beschreibt, nichts anderes als die Rückenrinne oder der sillon médian; es ist kein Spalt, sondern nur eine Rinne im Ektoderm, wie Querschnitte zeigen; und ich möchte vermuten, daß das bei Ceratodus beschriebene Gebilde auch nichts anderes ist als die Rückenrinne der Amphibien, welcher sie nach ihrer Lage, ihrer Ausdehnung und der Zeit ihres Auftretens vollkommen entspricht.

Bei Lepidosiren treten zwar auch Medullarwülste, doch weniger ausgeprägt auf; dabei wächst gleichzeitig die Medullarplatte als ein solider Kiel nach unten hervor. Im Kiel entsteht der Centralkanal erst durch sekundäre Aushöhlung. In dieser Weise kombinieren sich, wie KERR hervorhebt, bei der Entstehung des Centralnervensystems von Lepidosiren Züge, welche für die gewöhnliche Entwickelung mit Faltenbildung charakteristisch sind, mit den Eigentümlichkeiten, welche bei den Teleostiern, bei Lepidosteus und bei Petromyzon in der Kielbildung beobachtet werden.

Die große Uebereinstimmung in der Entwickelung zwischen Ceratodus und den Amphibien tritt auch bei der Untersuchung von Durchschnitten hervor, wie die zweite Arbeit von SEMON (1900) lehrt. Die Keimblase (Fig. 334) ist ähnlich derjenigen der Tritonen, indem ihre

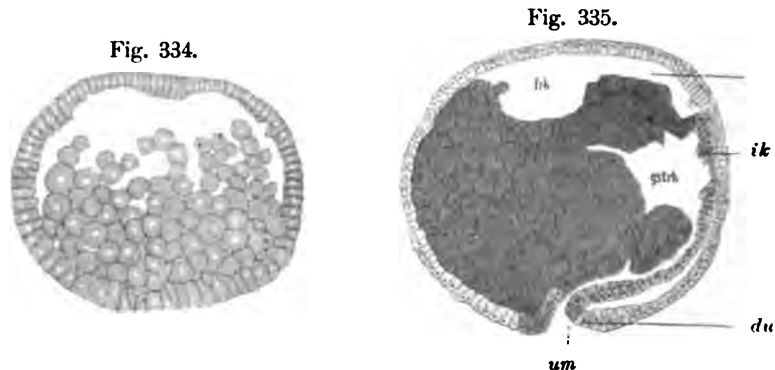


Fig. 334. Meridionalschnitt durch eine Keimblase von Ceratodus Forsteri nach SEMON (1900, Taf. XXXI, Fig. 15).

Fig. 335. Medianschnitt durch eine Gastrula von Ceratodus Forsteri nach SEMON (1900, Taf. XXXII, Fig. 18). *frh* Keimhöhle. *gstrh* Gastrulahöhle. *ik* inneres Keimblatt. *du* dorsale Urmundlippe. *um* Urmund.

Decke aus einer einfachen Lage cylindrischer Zellen besteht. Dasselbe läßt sich von der Gastrula sagen (Fig. 335). Von ihr hebt SEMON ausdrücklich hervor, daß er eine Verschmelzung des Urdarmes und der Keimblasenhöhle durch Einreißen der trennenden Zwischenwand, wie es für Salamandra mac. und für Gymnophionen beschrieben worden ist, nicht habe beobachten können.

In Bezug auf die Entwickelung des mittleren Keimblattes und der Chorda des Ceratodus schließt sich SEMON im wesentlichen an die Darstellung an, wie sie für die Petromyzonten und Amphibien von GOETTE, O. SCHULTZE, LWOFF und BRAUER im Gegensatz zu CALBERLA, HERTWIG, SCHWINK u. a. gegeben worden ist. Er stellt hierüber die Thesen auf: „1) Aus der dorsalen Decke des Urdarmes (dorsales Entoderm GOETTE's, dorsale Platte LWOFF's) bildet sich die Chorda und das axiale Mesoderm. 2) Chorda und axiales Mesoderm entwickeln sich also aus einer ursprünglich völlig einheitlichen Anlage. Die Aufteilung derselben ist ontogenetisch ein sekundärer Vorgang. Es scheint mir kein einziger Grund vorzuliegen, von einer paarigen Anlage des Mesoderms zu reden. 3) Das Epithel der dorsalen Wölbung des bleibenden Darmes wird dadurch gebildet, daß die dorsale Decke des Urdarmes, aus der Chorda und axiales Mesoderm werden, durch Entodermzellen unterwachsen wird. 4) Der Blastoporus wird bei Ceratodus dadurch, daß seine seitlichen Lippen sich an einer mittleren Strecke aneinanderlegen und verschmelzen, in 2 Kanäle geteilt: den Canalis neurentericus und ventral von diesem den After."

Nachtrag. Da inzwischen von KERR (L. K. III [4a], 1902) eine weitere Mitteilung erschienen ist, in welcher die frühesten Embryonalstadien von Lepidosiren und Protopterus auf Schnittserien untersucht worden sind, stelle ich in einem Nachtrag noch die hierbei erhaltenen wichtigsten Ergebnisse zusammen.

KERR findet eine sehr große Aehnlichkeit in der Entwickelung zwischen Lepidosiren und Protopterus einerseits und den Petromyzonten und urodelen Amphibien auf der anderen Seite. Die Gastrulation geschieht durch eine wahre Einstülpung. Sagittalschnitte liefern ähnliche Befunde, wie sie z. B. in den Fig. 260—262 oder Fig. 335, 349 u. s. w. von anderen Wirbeltierarten dargestellt sind. Der Rest der Keimblasenhöhle schwindet in einer sonst nirgends beobachteten Weise, indem vor ihrem völligen Schwund vom Boden und von den Seiten kleine Dotterzellen in sie einwandern und sich zu einem schwammartigen Netzwerk vereinigen.

Das Centralnervensystem entwickelt sich genau in derselben Weise wie bei Petromyzon als eine kielförmige Verdickung der äußeren Keimblätter. Es liegt hier ein auffälliger Unterschied im Vergleich zum Ceratodus (Fig. 332, 333) vor. Auch das mittlere Keimblatt und die Chordaanlage geben auf den ersten Entwickelungsstadien Bilder, welche den von Petromyzon erhaltenen sehr ähnlich sind. KERR stellt über die Mesoblastentwickelung eine besondere Ansicht auf, die er an einigen Schematen auf p. 34 seiner Abhandlung erläutert und in dem Satz zusammenfaßt: „The mesoderm grows outwards on each side by delamination from the large yolk-cells".

Die Keimblätter der Ganoiden.

Ueber die Keimblätterbildung bei den Ganoiden liegen wie überhaupt über ihre Entwickelung bis jetzt nur wenige Untersuchungen vor, die an einem Knorpelganoiden, Acipenser ruth., und an zwei Vertretern der Knochenganoiden, an Lepidosteus osseus und an Amia calva, ausgeführt wurden. Mit Acipenser haben sich besonders russische Zoologen, KOWALEVSKY, OWSJANNIKOW, WAGNER (A. L. III [5], 1870) und SALENSKY

(A. L. III [5], 1880, 1881), sowie der Amerikaner Bashford Dean (A. L. III [5], 1895) beschäftigt, mit den Knochenfischen englische, amerikanische und deutsche Embryologen wie Balfour und Parker (A. L. III [5], 1882), Beard (A. L. III [5], 1889), Mark (A. L. III [5], 1890), Bashford Dean (A. L. III [5], 1896), H. Virchow, Fülleborn und Sobotta (A. L. III [5], 1896). So unvollständig unsere Kenntnisse auch noch zur Zeit sind, so läßt sich doch das eine schon deutlich erkennen, daß die Ganoiden in manchen Beziehungen mit den Cyclostomen und Amphibien, in anderen Beziehungen wieder mehr mit den Teleostiern in ihrer Entwickelung Uebereinstimmungen darbieten. Dabei zeigen die Knorpel- und Knochenganoiden untereinander wieder so wesentliche Verschiedenheiten, daß eine getrennte Besprechung erforderlich ist.

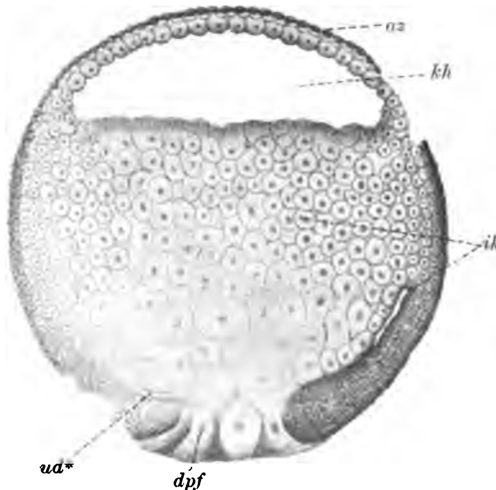
A. Acipenser.

Mit den Amphibien stimmt Acipenser in dem Besitz einer totalen, inäqualen Furchung überein, doch fallen die Größenunterschiede zwischen animalen und vegetativen Zellen beträchtlicher aus. Infolgedessen ist auch an der Keimblase (Fig. 336), in welcher eine große Höhle entwickelt ist, der Gegensatz zwischen der nach oben und der nach unten gekehrten Hälfte oder zwischen der Decke und dem Boden ein größerer als beim Frosch.

Fig. 336.



Fig. 337.



Die Gastrulation erfolgt im wesentlichen in derselben Weise wie beim Frosch und bei Petromyzon. An einem Punkt der Randzone bildet sich eine rinnenförmige Einstülpung mit einem dorsalen Urmundrand, an welchem sich das äußere in das innere Keimblatt umschlägt (Fig. 337). Je mehr sich die Einstülpungshöhle vergrößert, wird die Keimblasenhöhle kleiner und zuletzt ganz verdrängt (Fig. 338).

Die Aufnahme der großen Dotterzellen geht langsamer als bei der Gastrulation des Frosches vor sich. Daher ist denn auch der Blastoporus noch weit geöffnet, zur Zeit, wo sich

Fig. 336. Keimblase von Acipenser, nach Salensky.

Fig. 337. Jüngeres Gastrulastadium von Accipenser, nach Salensky.

schon die Medullarplatte am äußeren Keimblatt deutlich unterscheiden läßt (Fig. 339).

Nach der Darstellung von SALENSKY erscheint am 2. Tag der Entwickelung, wenn das äußere Keimblatt etwa vier Fünftel der Eioberfläche bedeckt, die Medullarrinne (Fig. 339), zu beiden Seiten von

Fig. 338.

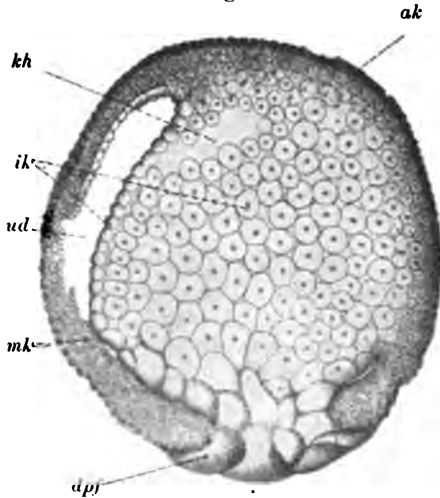


Fig. 338. Aelteres Gastrulastadium von Acipenser, nach SALENSKY.

Für die Fig. 336—338 gelten folgende Bezeichnungen: *az* animale Zellen oder Decke der Keimblase. *vz* vegetative Zellen, Boden der Keimblase. *kh* Keimblasenhöhle. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *dpf* Dotterpfropf. *ud* Urdarm. *ud** Urdarmspalt unter der ventralen Urmundlippe.

Fig. 339.

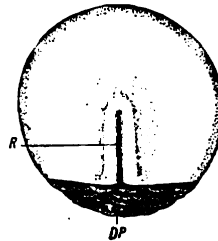


Fig. 339. Gastrula von Acipenser, vor deren dorsaler Urmundlippe die Medullarrinne *R* entstanden ist, nach SALENSKY. *DP* Dotterpfropf.

Wülsten begrenzt (Fig. 340), welche sich nach vorn vereinigen. Nach hinten geht die Medullarrinne in den Blastoporus über derart, daß ihre Wülste sich nach links und rechts in die Urmundlippen fortsetzen (Fig. 339). An dieser Stelle zeigt die Urmundlippe eine kleine Einziehung (échancrure), auf welche die Rückenrinne mit ihrem hinteren Ende trifft. Sie ist der Incisura neurenterica der Elasmobranchier vergleichbar.

Wenn auf späteren Stadien sich der Urmund verkleinert, nimmt er die Form einer Birne an (A. L. III [5], SALENSKY 1881, p. 281), deren spitzes Ende sich in die Rückenrinne fortsetzt; endlich wird er eine Längsspalte. Die Medullarwülste beginnen alsdann zuerst in der Mitte ihres Verlaufes mit ihren Rändern zu verschmelzen. Rückenmark

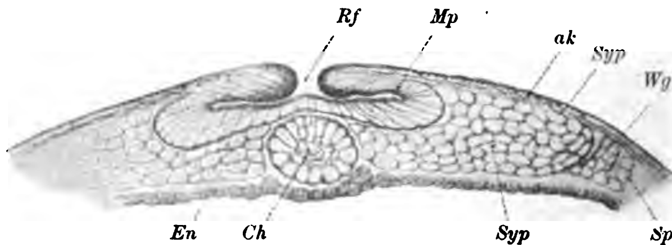


Fig. 340. Querschnitt durch das Kopfende eines Acipenserembryo. *Rf* Medullarrohr. *Mp* Medullarplatte. *Wg* Vornierengang. *En* Darmepithel. *Ch* Chorda. *Syp* Ursegment. *Sp* Seitenplatten. *ak* äußeres Keimblatt.

und Gehirn werden, wie bei den Amphibien, von Anfang an als ein hohles Rohr angelegt; auch bleibt dieses an seinem hinteren Ende, wie Kowalevsky hier ermittelt hat, mit dem Darm durch einen Canalis neurentericus längere Zeit in Verbindung. Sehr deutlich ist dies aus einer Abbildung von Dean, einem Medianschnitt durch das Hinterende eines 58 Stunden alten Embryos von Acipenser zu sehen. Schwanz-

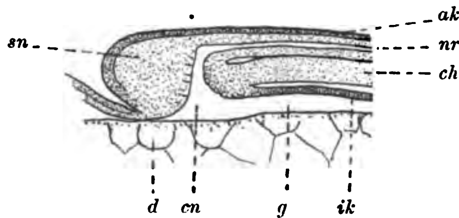


Fig. 341. Medianschnitt des Hinterendes eines 58 Stunden alten Embryos von Acipenser sturio. Der Blastoporus ist geschlossen und der Schwanzknopf gebildet. *ch* Chorda. *cn* erweitertes, unteres Ende des Canalis neurentericus. *d* Dotterzellen. *ak*, *ik* äußeres und inneres Keimblatt. *nr* Nervenrohr. *g* Darmhöhle. *sn* Schwanzknopf. Nach Dean.

und Afterbildung erfolgt wie bei den Amphibien, bei welchen diese Verhältnisse ausführlich erörtert worden sind. Von den einzelnen Stadien in der Entwickelung der Chorda giebt Salensky keine genauere Darstellung, sondern hebt nur hervor, daß sie sich auf Kosten einer axialen Verdickung des mittleren Keimblattes bildet.

B. Amia und Lepidosteus.

Während Acipenser in seiner Entwickelung mehr Beziehungen zu den Amphibien, bieten Amia und Lepidosteus solche zu den Knochenfischen dar. Zwar ist der Furchungsprozeß anfänglich auch ein totaler und inäqualer; denn die ersten Furchen schneiden, allerdings sehr langsam und erst zu einer Zeit, wo am animalen Pole schon viele kleine Zellen entstanden sind (Fig. 342), auch durch die vegetative Hälfte des Eies hindurch und zerlegen sie in einzelne sehr große, unregelmäßige Dotterstücke. Dann aber hört hier die weitere Zerlegung auf; der Teilungsprozeß bleibt nur auf die animale Hälfte des Eies beschränkt und nähert

Fig. 342.

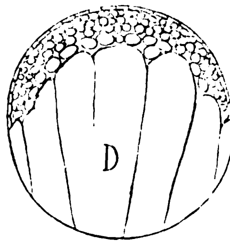


Fig. 343.

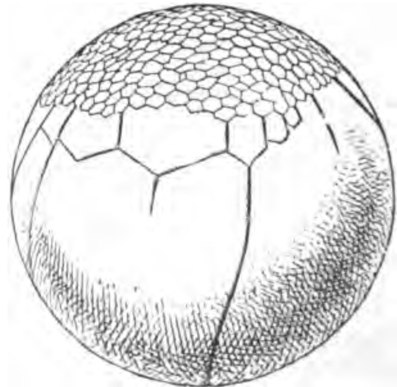


Fig. 342. Späteres Furchungsstadium von Amia calva, nach Sobotta (1896, Fig. 2). *D* Dotterzellen.

Fig. 343. Oberflächenbild des Eies von Lepidosteus nach Entfernung der Membranen, vom 3. Tage nach der Befruchtung, nach Balfour (A. L. II 1881, Fig. 58).

sich dadurch in seinem Endresultat wieder mehr dem meroblastischen Typus, indem der kleinzellige Abschnitt (Fig. 343) fast wie eine Keimhaut (Blastoderm) von den wenigen vegetativen Stücken absticht. Vom oberen Ende der letzteren schnüren sich noch einzelne größere dotterhaltige Zellen ab (Fig. 344) und bilden so eine Uebergangsschicht

Fig. 344.

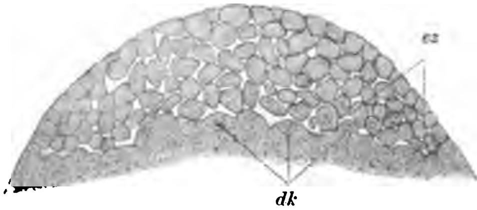


Fig. 345.

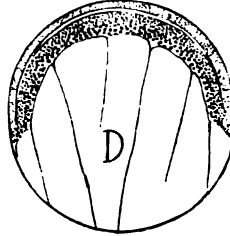


Fig. 344. Kleinzelliges Furchungsstadium von Amia calva, nach BASHFORD DEAN (A. L. III [5], 1896, Taf. XXXI, Fig. 29). *ez* animale Zellen. *dk* Dotterkerne.

Fig. 345. Entwickelungsstadium von Amia calva, in welchem eine spaltförmige Höhle in der Scheibe kleiner Zellen am animalen Pol auftritt, nach SOBOTTA (1896, Fig. 4).

zwischen dem abgefurchten und dem in der weiteren Teilung gehemmten Abschnitt des Eies. Sie führen später meist mehrere Kerne, ein Zeichen, daß Kernteilungen noch ohne nachfolgende Zellteilungen stattgefunden haben.

Am Ende des Furchungsprozesses schließen sich die oberflächlichen Zellen der Keimhaut fester zu einer Deckschicht zusammen; ferner bildet sich, wie SOBOTTA von Amia beschreibt (Fig. 345), ein feiner Spalt in der animalen Hälfte des Eies aus und trennt die obersten Lagen kleiner, animaler Zellen von den unteren Lagen größerer, dotterhaltiger Zellen ab. Ob die Höhle dem Blastocöl entspricht, ist noch nicht ganz klargestellt, scheint mir aber der Fall zu sein, da nach SOBOTTA's Angaben die Gastrulation erst nach ihrem Auftreten beginnen soll.

Nachdem noch die animalen Zellen durch Vergrößerung der Furchungshöhle nach unten sich von den vegetativen Zellen bis in die Gegend des Aequators abgespalten haben, beginnt die Gastrulation am Rande der Keimhaut (vergl. Fig. 346 von Lepidosteus). Eine feine Spalte (*KR*) dringt hier in den Keim ein. Bei der Gastrulation von Amia bleibt hierbei eine Lage von Dotterzellen, wie SOBOTTA und DEAN gezeigt haben, auf dem nur teilweise durchfurchten Nahrungsdotter als Boden der Urdarmhöhle zurück.

Die dorsale Urmundlippe läßt bald nach ihrer Entstehung bei Amia (Fig. 347) 3 Blätter unterscheiden, was besonders durch den verschiedenen Gehalt der Zellen an Dotterkörnern und durch eine verschiedene Größe der letzteren ermöglicht wird. „Während das Ektoderm (*ec*) nur ganz feine Dotterkörner in seinen Elementen aufweist, sind die des Mesoderms (*m*) erheblich größer. Die Zellen des Entoderms (*en*) schließlich, welche die dorsale Urdarmwand bilden, sind mit ganz groben Dotterkörnern dicht beladen, welche dieselbe Größe und dasselbe Aussehen haben, wie die der oberflächlich an der ventralen Urdarmwand gelegenen Dotterzellschichten" (SOBOTTA 1896, p. 110).

Vom Ort seines Auftretens setzt sich der Gastrulationsprozeß allmählich wie bei den Amphibien ventralwärts um den ganzen Rand der Keimhaut herum fort und führt, wenn das Ei ungefähr zu zwei Dritteln umwachsen ist, zur Bildung der ventralen Urmundlippe (Fig. 347).

Fig. 346.

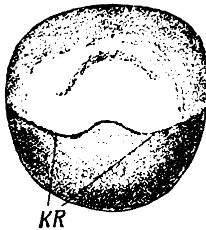


Fig. 347.

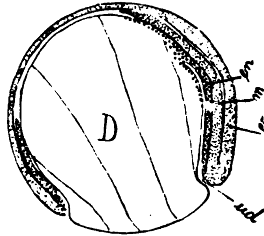


Fig. 348.

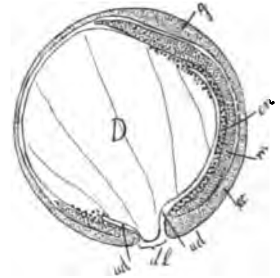


Fig. 346. Ei von Lepidosteus am Beginn der Gastrulation, nach Dean (A. L. III [5]; 1895. *KR* Rand der Keimhaut mit dorsaler Urmundlippe.

Fig. 347. Jüngeres Gastrulastadium von Amia, nach Sobotta (l. c. Fig. 4).

Fig. 348. Aelteres Gastrulastadium von Amia, nach Sobotta (l. c. Fig. 6).

Bezeichnungen für Fig. 347 u. 348: *dl* Dotterpfropf. *D* große Dotterzellen. *ec* Ektoderm. *en* Entoderm. *g* Gehirnteil der Medullarplatte. *m* Mesoderm. *ud* Urdarmhöhle.

Der Urdarm hat sich währenddem sowohl nach vorn weiter ausgebreitet als auch — besonders in seinem hinteren Teil — erheblich ausgeweitet, während er im Bereich der ventralen Urmundlippe spaltförmig bleibt. Wenn später der weite Blastoporus sich allmählich zu einem ganz kleinen Loch zusammengezogen hat (Fig. 348), dringt ein Fortsatz der Dottermasse, entsprechend dem Rusconi'schen Dotterpfropf des Frosches, in ihn hinein. Etwas abweichend von der Figur Sobotta's (Fig. 348) sieht der Sagittalschnitt aus, welchen Dean von einer Gastrula der Amia gegeben hat (Fig. 349).

Zur Zeit, wo bei Amia ungefähr $^4/_5$ des Eies von der Keimhaut umwachsen sind, tritt auf ihr die Embryonalanlage vor der dorsalen Urmundlippe auf.

Die Entwickelung von Hirn und Rückenmark verläuft bei Amia und Lepidosteus ähnlich wie bei Petromyzon und den Knochenfischen. Es entstehen keine über die Oberfläche vorspringende Rückenwülste, viel-

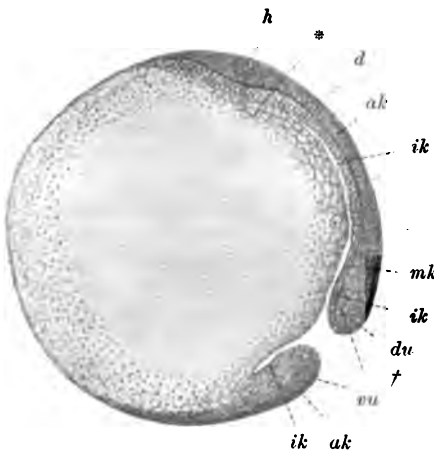


Fig. 349. Medianschnitt durch die Gastrula von Amia calva, nach Bashford Dean (1896, Taf. XXXII, Fig. 33). *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *d* Deckschicht von *ak*. *du* und *vu* dorsale und ventrale Urmundlippe. *h* Hirnplatte. † Rand der Urmundlippe, an welchem alle 3 Keimblätter zusammenhängen. * Grund des Urdarms.

mehr wird die Medullarplatte als ein solider Kiel weit nach abwärts gegen den Dotter vorgedrängt. Der Kiel entwickelt sich bei Lepidosteus (Fig. 350) einzig und allein durch Wucherung der unteren Schicht des äußeren Keimblattes. BALFOUR konnte auch keine Spur einer Andeutung dafür finden, daß die oberflächliche Schicht der Epidermis wie es CALBERLA für Petromyzon und die Knochenfische irrtümlicher Weise behauptet hatte, in irgend einer Periode an der Bildung des „Medullarstranges“ irgend welchen Anteil nimmt. Auch in Bezug auf die anderen Teile ist der Querschnitt sehr teleostierähnlich: 1) die Chorda, welche durch den Kiel nach unten vorgedrängt und von einer dünnen Lage von Zellen, dem inneren Keimblatt, überzogen ist, 2) der Mesoblast, der links und rechts von Medullarstrang und Chorda zwei dicke Zellenmassen bildet, die sich dann seitwärts rasch verdünnen.

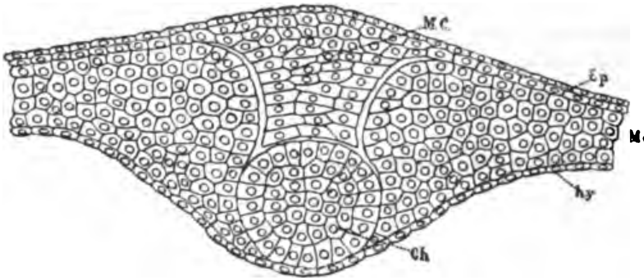


Fig. 350 A. Querschnitt durch einen Lepidosteusembryo vom 5. Tage nach der Befruchtung, nach BALFOUR (A. L. II 1881, Fig. 60). *MC* Medullarstrang. *ep* Epidermis. *ch* Chorda. *hy* inneres Keimblatt. *Me* mittleres Keimblatt.

Von besonderem Interesse ist ein sehr lehrreicher Querschnitt (Fig. 350 B), welchen DEAN vom hinteren Ende der Rumpfregion eines Lepidosteusembryos mit 7 Ursegmenten erhalten und abgebildet hat. Er entspricht den Befunden, wie sie uns die Urmundnaht der Amphibien, z. B. Fig. 318 vom Frosch, geliefert hat. Medullarstrang (*mst*), Chordaanlage (*ch*) und inneres Keimblatt (*ik*) sind, wie dort, zu einem medianen Streifen ohne Abgrenzung verbunden. Nach unserer Deutung ist vom Schnitt die Region vor dem Blastoporus getroffen, in welchem die Konkreszenz der seitlichen Urmundlippen stattfindet.

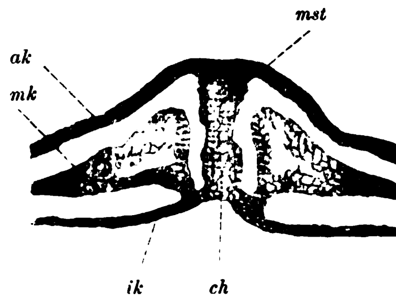


Fig. 350 B. Querschnitt durch die hintere Rumpfregion eines 80 Stunden entwickelten Embryos von Lepidosteus mit 7 Ursegmenten. Nach DEAN (A. L. III[5], 1895). *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *ch* Chordaanlage. *mst* Medullarstrang aus der Gegend der Naht.

Nicht minder interessant ist an dem Präparat der links und rechts von der Chordaanlage zu beobachtende Zusammenhang zwischen innerem und mittlerem Keimblatt. Es besteht hier eine Stelle, die an anderen Wirbeltierklassen Mesodermbildungsrinne oder Cölomrinne benannt worden ist. Es liegen also gleiche Verhältnisse vor wie beim

Amphioxus (Fig. 254*) und bei den Amphibien (Fig. 311 A u. Fig. 318, 321), Verhältnisse, denen wir noch öfters bei Elasmobranchiern, bei Teleostiern, Reptilien, Vögeln und Säugetieren begegnen werden.

In der Schwanzregion verlieren der Medullarstrang, die Chorda und das innere Keimblatt, wo sie aneinander grenzen, ihren scharfen Kontur und verschmelzen untereinander zu einem Zellstrang, der dem neurenterischen Kanal entspricht.

Wenn sich, vom Kopfende beginnend, die kielförmige Anlage des Hirnes und Rückenmarkes von der Epidermis abschnürt, beginnt sie auch im Inneren eine Höhle durch Auseinanderweichen der centralen Zellen zu erhalten; nach hinten zu bleibt der Strang noch längere Zeit solid.

In dem Besitz einer strangförmigen Verbindung zwischen Darm und Medullarstrang stimmen die Knochenganoiden mit den Teleostiern überein, während die Acipenseriden (Fig. 341 *cn*) wie die Amphibien einen hohlen Canalis neurentericus aufweisen.

Die Keimblätter der Elasmobranchier.

Nächst dem Studium des Amphioxus hat die Untersuchung der Elasmobranchier über viele entwickelungsgeschichtliche Vorgänge bei den Wirbeltieren in den zwei letzten Jahrzehnten mit am meisten Licht verbreitet. Kein Wunder, daß sich diesem Objekt trotz größerer Schwierigkeiten der Materialbeschaffung die embryologischen Forscher mit Vorliebe zugewandt haben und daß Keimscheiben und Embryonen von Haifischen einen der gesuchtesten Gegenstände der verschiedenen zoologischen Stationen ausmachen. Daß die Selachier so dankbare Untersuchungsobjekte abgeben, hat man immer durch den Umstand zu erklären gesucht, daß sie eine besonders primitive Stellung unter den Wirbeltieren einnehmen. Balfour scheint hierdurch namentlich zu seinem eingehenderen Studium ihrer Entwickelungsgeschichte veranlaßt worden zu sein, wie er denn in dem Vorwort zu seiner Monographie der Elasmobranchier bemerkt: „It is sufficient for my purpose that the Elasmobranch fishes be regarded as forming one of the most primitive groups among vertebrates, a view which finds ample confirmation in the importance of the results to which Prof. Gegenbaur and his pupils have been led in this branch of their investigation" (A. L. III[3], 1878, p. VI).

Mir scheint hier eine gewisse Täuschung vorzuliegen. Aus der systematischen Stellung einer Tiergruppe allein ist von vornherein noch kein Schluß zu ziehen, ob das Studium ihrer Entwickelung ein besonders empfehlenswertes und lehrreiches werden wird. Denn dies hängt von vielen a priori nicht zu berechnenden Faktoren ab: von der Größe der Zellen, von der größeren oder geringeren Deutlichkeit, mit der sich die einzelnen embryonalen Schichten voneinander sondern, von der Beschaffenheit des Dotters, von der Größe der Eier und der Beschaffenheit ihrer Hüllen, lauter Verhältnissen, die mit der Stellung im System direkt nichts zu thun haben. Die Cyclostomen stehen in ihrem Bau dem Amphioxus gewiß in sehr vielen Beziehungen näher als die Elasmobranchier. Trotzdem bilden sie kein dankbares Objekt für entwickelungsgeschichtliche Studien und stehen in dieser Beziehung hinter den letzteren sehr zurück. Ob die Dipneusten, Ceratodus, Lepidosiren etc. uns mehr Aufschlüsse über entwickelungsgeschichtliche Prozesse geben werden als unsere einheimischen Amphibien, oder ob

Hatteria lehrreicher sein wird als eine andere Reptilienart, ist a priori unberechenbar. Bei manchen Vertretern der Cölenteraten, die man doch ihrer ganzen Organisation nach als verschieden modifizierte Gasträatiere bezeichnen kann, ist die Gastrulabildung (z. B. bei Geryonia u. a.) viel weniger deutlich ausgeprägt als bei Vertretern der Wirbeltiere, bei Amphioxus, bei Cyclostomen und Amphibien. Und auf derartige Ueberraschungen muß man sich in der vergleichenden Entwickelungsgeschichte überall gefaßt machen. Eins aber läßt sich voraussagen, daß, je mehr die Untersuchung auf die verschiedensten Tierklassen und Tierarten ausgedehnt werden wird, man bald an diesem, bald an jenem Objekt einen besseren Einblick in die Entwickelung dieses oder jenes Verhältnisses gewinnen wird. Daher das vergleichend-entwickelungsgeschichtliche Material nicht groß genug sein kann.

Was nun die Entwickelung der Keimblätter bei den Haifischen betrifft, so ist sie für den Typus der meroblastischen Eier ganz besonders lehrreich; auch ist sie Gegenstand einer Reihe vortrefflicher Untersuchungen geworden.

Die erste Kenntnis verdanken wir Alexander Schultz (L. K. III 5, 1875 und 1877) und His (L. K. III 5, 1877), besonders aber Francis Balfour, welcher in seinem ausgezeichneten Buch: A Monograph on the development of elasmobranch Fishes" (A. L. III 3, 1876—1878) ein ebenso grundlegendes Werk wie die Amphioxusentwickelung von Kowalevsky und von Hatschek geliefert hat. Balfour's Untersuchungen über die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda wurden allerdings in der Folge an Genauigkeit noch weit übertroffen durch die auf diesen einzelnen Gegenstand besonders gerichteten Untersuchungen von Swaen (L. K. III 5, 1885, 1887), Rückert (L. K. III 5, 1887, 1889, 1899), Hoffmann (A. L. III 3, 1896), Kastschenko (A. L. III 3, 1888), Rabl (L. K. III 1, 1892) und Ziegler (L. K. III 5, 1892). Von mehr untergeordneten Punkten abgesehen, ist durch diese Forscher eine so erfreuliche Uebereinstimmung erzielt worden, daß die Keimblattbildung bei den Selachiern nächst derjenigen des Amphioxus als die mit am besten bekannte bezeichnet werden muß. Besonders empfehlenswertes Untersuchungsmaterial scheinen die Eier von Torpedo und Pristiurus zu sein.

In den sehr dotterreichen Eiern nimmt der Keim zur Zeit, wo sich in ihm die Blastulahöhle ausgebildet hat, nur einen sehr kleinen Bezirk ein (Fig. 351 u. 352). Die Decke der Keimblase besteht aus vielen Lagen kleiner Embryonalzellen, die nach der Höhle zu rund sind und locker zusammenliegen, an der Oberfläche dagegen kubisch oder cylindrisch werden und dicht aneinander schließen. Den Boden der Höhle bildet Dottermasse (*d*), in deren Oberfläche große, gelappte Kerne (*dk*) [Merocyten, Rückert] zerstreut liegen. Schon auf diesem Stadium läßt sich ein vorderer (*v*) und ein hinterer Rand (*h*) am

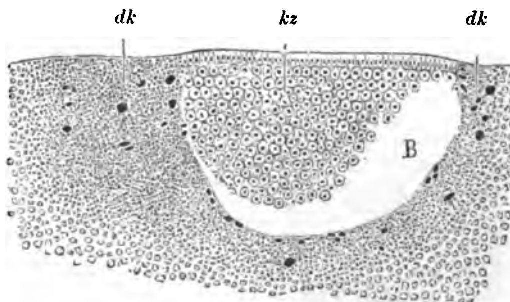


Fig. 351. Medianschnitt durch eine Keimblase von Pristiurus. Nach Rückert. Rechts liegt das embryonale hintere Ende. *B* Keimblasenhöhle. *dk* Dotterkerne. *kz* Keimzellen.

scheibenförmigen Keim sowohl bei Betrachtung von der Oberfläche als auf Durchschnitten unterscheiden. Denn vorn (*v*) ist auf den früheren Stadien der Blastula die Decke dicker und zellenreicher; nach hinten (*h*) verdünnt sie sich und wird daher durchscheinender, so

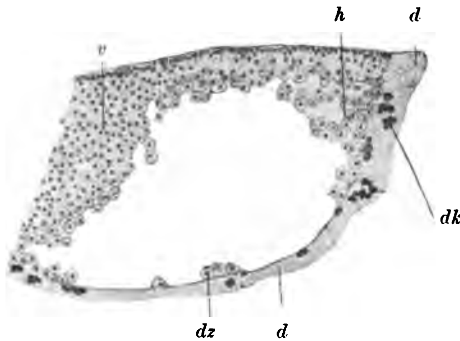


Fig. 352. Längsschnitt durch Embryonalrand der Keimblase von Pristiurus nach Rückert (1899. Taf. LVII, Fig. 63). *v* vorderer, *h* hinterer Teil der Keimblasendecke. *dk* Dotterkerne, Merocyten. *dz* Zellen am Boden der Keimblase. *d* Dotter am Boden der Keimblase.

daß man bei der Flächenansicht ein helleres, sichelförmiges Feld dem hinteren Rand entsprechend wahrnimmt.

Noch deutlicher wird die Unterscheidung mit Beginn der Gastrulation. Denn es grenzt sich der hintere zellige Rand gegen den nicht in Zellen zerlegten Nahrungsdotter durch eine nach vorn konkave S i c h e l r i n n e schärfer ab (Fig. 353 u. 354); zugleich wird die Keimblattbildung im hinteren Bezirk eingeleitet. Während vorn (*v*) im verdickten Abschnitt der Decke die oberflächlichen kubischen Zellen nach unten kontinuierlich in das Lager der Rundzellen übergehen, ist hinten schon eine

Fig. 353.

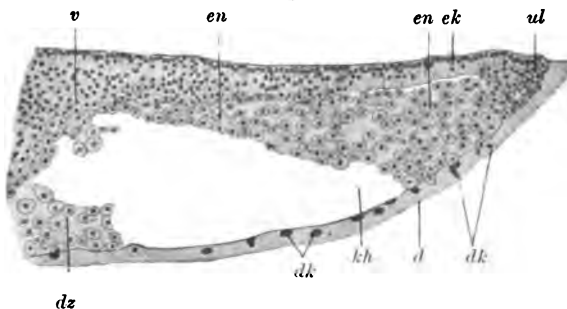


Fig. 353. Längsschnitt durch den Embryonalrand des Keimes von Pristiurus am Beginn der Gastrulation, nach Rückert (1899, Taf. LVII, Fig. 64). Bezeichnungen wie in Fig. 352. Außerdem: *kh* Keimblasenhöhle. *en* u. *ek* in Bildung begriffenes inneres und äußeres Keimblatt. *ul* sich markierende Urmundlippe.

Fig. 354.

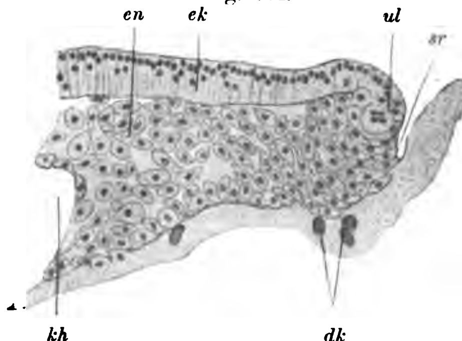


Fig. 354. Längsschnitt durch den Embryonalrand eines Keimblasenstadiums von Pristiurus mit beginnender Gastrulaeinstülpung, nach Rückert (1899, Taf. LVII, Fig. 65). *sr* Sichelrinne.

Sonderung in 2 Schichten, die erste Anlage eines äußeren (*ek*) und inneren Keimblattes (*en*), eingetreten (Fig. 352). Die oberflächlichsten Zellen sind hoch und cylindrisch geworden; ihre Kerne

bilden ebenfalls nahe an der Oberfläche eine einzige Reihe, sie sind so zu einer einfachen epithelialen Schicht angeordnet, die nach vorn allmählich in den verdickten Teil der Decke übergeht; nach unten sind sie durch einen deutlichen Spalt von einer besonderen Schicht locker verbundener Rundzellen getrennt, die am hinteren Rand eine dickere Anhäufung bilden und nach vorn zu allmählich spärlicher werden (Rückert 1899, p. 694). Man hat in ihnen das erste Auftreten des inneren Keimblattes vor sich, Zellen, die durch eine vom hinteren Rand ausgehende Einstülpung unter der Lage der Cylinderzellen, dem äußeren Keimblatt, von hinten nach vorn vorgeschoben werden.

In den Prozeß der Gastrulation giebt uns eine Reihe von Durchschnitten durch verschieden weit vorgerückte Stadien einen ziemlich erschöpfenden Einblick. Wir betrachten getrennt die Veränderungen in der hinteren und in der vorderen Hälfte der Scheibe, an ihrem hinteren und an ihrem vorderen Rand. Hinten bildet sich die Einstülpungshöhle, der Urdarm (Fig. 354 u. 355 *ud*). Die Sichelrinne am Rande der Scheibe wird tiefer (Fig. 354 *sr*). Die Zellen ordnen sich hier zu einen Epithel fester zusammen, das nach unten dem Dotter dicht anliegt. Dann dringt die Rinne etwas unter den Rand der Scheibe nach vorn (Fig, 355), hebt sie vom Dotter ab und stellt zwischen beiden einen kleinen Hohlraum her, den ersten Anfang des Urdarmes (*ud*). Vom Rand aus bildet sich dabei immer deutlicher ein zweites Keimblatt aus, in welchem die Zellen sich in ähnlicher Weise wie im Ektoblast zu einem wohlgeordneten Epithel (*en*) fest aneinander fügen. Es setzt sich nach vorn ohne scharfe Grenze in die schon oben erwähnte Lage mehr rundlicher und locker angeordneter, embryonaler Zellen fort. Diese kriechen zum Teil auf dem Nahrungsdotter entlang, der den Boden der Keimblasenhöhle bildet, zahlreiche Kerne einschließt und daher von H. Virchow als centrales Dottersyncytium unterschieden wird (Fig. 356). Rückert, Swaen und Ziegler haben beide Abschnitte mit verschiedenen Namen belegt und den epithelial gebauten, an der Decke des Urdarmes gelegenen Teil (*en*) als gastralen Entoblast, dagegen die Lage lockerer, den Urdarm selbst nicht begrenzender Zellen (en_1) als Dotterentoblast oder subblastocöles Entoderm (Ziegler) bezeichnet. Der Umschlag des äußeren in das innere Blatt ist die dorsale Urmundlippe (*ul*).

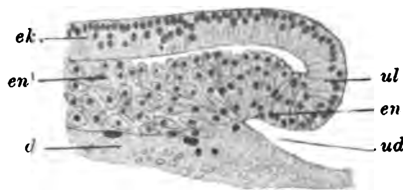


Fig. 355. Längsschnitt durch den Urmundrand eines sehr frühen Gastrulastadiums von Pristiurus, nach Rückert (L. K. III [5], 1899, Taf. LVII, Fig. 66). *ud* Urdarm. *en* gastraler Entoblast. *en*¹ Dotterentoblast.

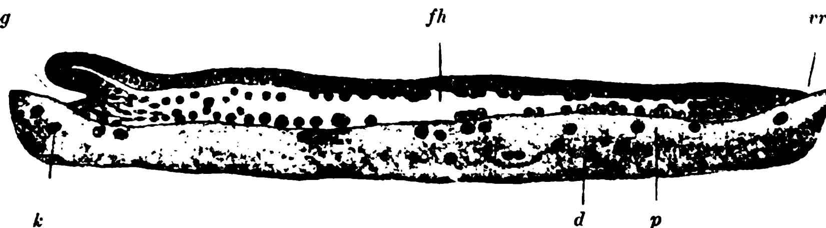


Fig. 356. Medianschnitt eines Blastoderms von Torpedo ocellata im Beginn der Gastrulation. *g* Gastrulahöhle. *fh* Keimblasenhöhle. *vr* vorderer Rand der Keimhaut. *k* Kerne des Dottersyncytiums. *p* Dottersyncytium. *d* Dotter.

An dem in Fig. 357 abgebildeten etwas älteren Stadium ist der Urdarm und seine dorsale, aus 2 Epithelblättern aufgebaute Wand erheblich größer als in Fig. 356 geworden. Es läßt sich hierbei die Frage aufwerfen, wie diese Vergrößerung des Urdarmes und seiner dorsalen Wand zu stande gekommen ist. Drei Fälle sind möglich. Einmal kann der gastrale Entoblast sich dadurch vergrößern, daß die Einstülpung sich nach vorn hin weiter vertieft und die Rundzellen sich vom Dotter abtrennen und im Anschluß an das erst gebildete

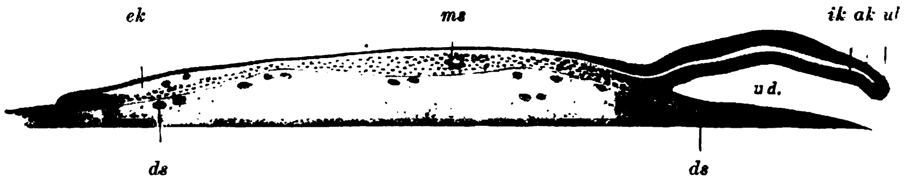


Fig. 357. Medianschnitt durch das in Fig. 359 abgebildete Stadium von Torpedo, nach ZIEGLER. *ak* äußeres Keimblatt. *ik* inneres Keimblatt. *ud* Urdarm. *ds* Dottersyncytium. *ul* Urmundlippe. *ms* Mesenchym.

Epithel selbst eine epitheliale Anordnung annehmen. In diesem Falle könnte man von einer Entstehung des Urdarmes durch eine wirkliche Einstülpung sprechen; der gastrale Entoblast würde sich auf dem Dotterboden entlang mit seinem Ansatz immer weiter nach vorn schieben und dadurch vergrößern. Zweitens könnte sich die Gastrulation aber auch in der Weise abspielen, daß der Ansatzpunkt des gastralen Entoblasts an dem Dotter sich nicht nach vorn verschiebt, dagegen der dorsale Urmundrand sich weiter nach hinten über den Dotter ausdehnt und so die Vergrößerung des Urdarmes bewirkt. Drittens könnten beide Vorgänge kombiniert stattfinden.

Eine Prüfung der Wachstumsvorgänge spricht am meisten zu Gunsten der zweiten und der dritten Annahme. Denn es findet ja auf allen Stadien der Gastrulation ein starkes Wachstum des Keimes in der Fläche statt. Die Scheibe, die am Beginn des Blastulastadiums sehr klein ist, nimmt bald den doppelten und den dreifachen Umfang ein. Wie nach vorn und seitlich wird diese Ausdehnung, wenn auch vielleicht in geringerem Maße, nach hinten vor sich gehen. Ist dies aber der Fall — was wir zumal im Hinblick auf Beobachtungen an anderen Wirbeltierklassen nach der ganzen Sachlage als ziemlich sicher glauben annehmen zu müssen — so fällt der Umschlagsrand der dorsalen Urmundlippe auf späteren Stadien der Gastrulation nicht mehr mit der Stelle der zuerst entstandenen Sichelrinne zusammen, sondern kommt infolge des Flächenwachstums des Keimes immer weiter nach hinten von dieser Stelle zu liegen. Der Urdarm entsteht also seinem größeren Umfang nach nicht durch eine wirkliche Einstülpung, sondern durch eine Ueberwachsung des Dotters. An diese Auffassung vom Zustandekommen der Gastrulation läßt sich noch eine weitere Theorie anknüpfen, auf welche indessen erst später näher eingegangen werden soll.

Mit der Vergrößerung des Urdarmes breitet sich auch die Sichelrinne dem Rand des Keimes entlang weiter nach vorn aus und umfaßt schließlich die ganze hintere Hälfte der Scheibe. Es bildet sich eine Art Umschlagsrand aus, der aber nur eine geringe Ausdehnung erreicht und eine nur wenig tiefe Rinne bedeckt. Nach vorn verliert er sich allmählich, indem auch die Rinne schwindet.

Anderen Veränderungen begegnet man in der vorderen Hälfte der Embryonalanlage. Die hier anfangs bestehende, früher beschriebene Verdickung an der Decke der Keimblasenhöhle schwindet Schritt für Schritt, bis schließlich das umgekehrte Verhältnis wie früher eingetreten und die Keimhaut vorn viel dünner als im hinteren Bezirk geworden ist. Die früher vorhandenen Rundzellen nehmen mehr und mehr an Menge ab. Wahrscheinlich geschieht dies, wie ZIEGLER bemerkt, in der Weise, daß sie sich bei der Flächenvergrößerung der Keimhaut teils nach der Oberfläche, teils nach der Peripherie zu bewegen und sich in die oberflächlichste Zellenlage mit ihrem sich immer schärfer ausprägenden, epithelialen Gefüge einordnen. Schließlich besteht nach vorn die Keimhaut aus einer einfachen Lage fest zusammenschließender, kubischer Zellen, dem äußeren Keimblatt; je mehr nach hinten, um so höher werden die Zellen und gehen so in ein ausgeprägtes Cylinderepithel über. Nach dem vorderen Rand zu verdickt sich das Blatt ein wenig und wird aus mehreren Lagen von Rundzellen zusammengesetzt, die ohne Bildung eines Umschlagrandes an den Nahrungsdotter angrenzen. Daher fehlt hier auch eine Rinnenbildung.

Eine weitere Veränderung betrifft endlich noch die oben als Dotterentoblast (subblastocöles Entoderm) bezeichneten Zellen. Sie breiten sich vom Grund der Urdarmhöhle (*ud* Fig. 357 u. 358)

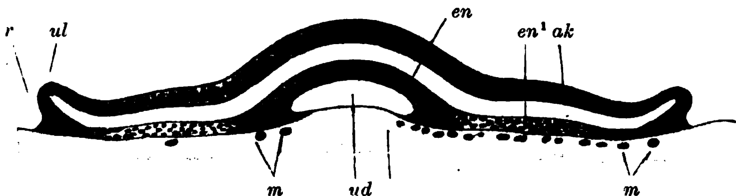


Fig. 358. Querschnitt durch eine Embryonalanlage von Torpedo ocellata (Stadium B BALFOUR), durch vorderes Ende des Urdarmes, nach ZIEGLER (Taf. III, Fig. 12 V.).

weiter nach vorn und seitlich als eine dünne Schicht auf dem Dotter aus, die Keimblasenhöhle verdrängend bis auf einen kleinen Rest, der sich nahe dem vorderen Rande lange Zeit erhält. Die Stelle ist bei Betrachtung der Keimhaut von der Oberfläche leicht und bis in ziemlich späte Stadien der Entwickelung hinein zu erkennen (Fig. 359), weil daselbst das äußere Keimblatt blasenartig nach außen vorgestülpt ist. ZIEGLER nennt den schon von SCHULTZ beschriebenen Rest der Furchungshöhle die „Blastocölblase“ und giebt von ihr an, daß man in ihr einige große und viel Dotter enthaltende, isolierte Zellen antrifft (L. K. III [5], 1892, p. 62). Schließlich stellt der Dotterentoblast unter dem dünnen äußeren Keimblatt eine zusammenhängende lockere Schicht dar. Zu seiner Flächenausbreitung und seinem Wachstum haben wahrscheinlich auch die locker verbundenen Rundzellen von mehr embryonalem Charakter am vorderen Keimscheibenrand beigetragen. Vorübergehend „führt der Dotterentoblast vorwiegend längliche, besonders spindelförmige Elemente, zwischen denen vereinzelt runde, oft auffallend große, dotterreiche Zellen sich finden, und zwar außerhalb sowie namentlich innerhalb der Keimhöhle“. RÜCKERT heißt sie Megasphären und giebt von ihnen an, daß sie sich von den übrigen Zellen durch einen ungewöhnlichen Kerninhalt auszeichnen und wohl sicher als abgefurchte Merocyten anzusehen seien. Später nimmt nach der übereinstimmenden Darstellung von RÜCKERT, SWAEN und ZIEGLER der Dotter-

entoblast eine mesenchymähnliche Beschaffenheit an, dadurch daß die Zellen Fortsätze aussenden und sich durch ihre Vermittelung verbinden. Viele haben mehr als zwei Fortsätze, sind also sternförmig.

Da der Rand des scheibenförmigen Keimes, wie die Durchschnitte (Fig. 357 u. 358) gelehrt haben, auf dem Stadium der Gastrulation vorn und hinten einen verschiedenen Bau besitzt und auch später einen solchen noch längere Zeit erkennen läßt, so empfiehlt es sich, die zwei Abschnitte mit verschiedenen Namen zu belegen. Der hintere Rand, soweit der Umschlag stattfindet und eine Rinne sich ausbildet, die in den Urdarm führt, seitwärts aber an Tiefe verliert und schließlich verstreicht, kann zweckmäßigerweise als Urmundrand oder embryobildender Rand bezeichnet werden. Durch den zweiten Namen soll ausgedrückt werden, daß nach einer später zu besprechenden Theorie ihm die Hauptaufgabe bei der Bildung des embryonalen Körpers zufällt. Der vordere Umfang der Scheibe dagegen kann der Umwachsungsrand heißen. Denn er bleibt bei der Entstehung des embryonalen Körpers ganz unbeteiligt. Er breitet sich nur allmählich über immer größere Abschnitte des Dotters aus und überzieht sie mit einer dünnen Keimhaut. Er bildet auf diese Weise nur die Wand des Dottersacks durch den einfachen Vorgang einer Umwachsung. Eine Einstülpung und Bildung einer Urdarmhöhle kommt dagegen hier nicht zu stande.

Das Auftreten der mittleren Keimblätter, der Chordaanlage und der Nervenplatte.

Das nächste, sehr wichtige Stadium in der Entwickelung des Selachierkeimes ist gekennzeichnet durch das Auftreten des mittleren Keimblattes, die erste Anlage des Centralnervensystems und der Chorda. Die Befunde sind so außerordentlich klar, daß in ihrer Beschreibung die verschiedenen Beobachter übereinstimmen. Schon bei Betrachtung der Oberfläche sind jetzt mehr Einzelheiten wahrzunehmen (Fig. 359). Der hintere Rand zeigt in seiner Mitte eine gut ausgeprägte, bedeutungsvolle Einziehung, die unter dem Namen der Randkerbe bekannt ist. Vor ihr erhebt sich eine knötchenförmige Verdickung, die Embryonalanlage; sie ist dadurch entstanden,

Fig. 359.

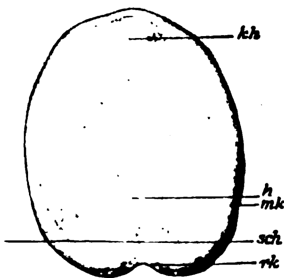


Fig. 360.



Fig. 359. Embryo von Torpedo im Stadium B von Balfour, nach Ziegler (1892, Fig. 3). *kh* Rest der Keimblasenhöhle. *mk* verdickter Randwulst. *rk* Randkerbe. *h* Hirnplatte. *sch* Lage des Querschnittes von Fig. 361.

Fig. 360. Ei von Scyllium canicula mit Keimhaut auf Stadium B. Photogramm des anat.-biol. Instituts nach einem Präparat des Herrn Dr. Jablonowski.

daß ein Abschnitt des äußeren Keimblattes sich etwas verdickt und zur Nervenplatte differenziert hat. Indem die Platte mit ihren Rändern sich nach vorn und seitlich über das Niveau der Keimhaut ein wenig emporhebt (Fig. 359), erhält sie in ihrer Mitte eine seichte Furche, die nach hinten in die Randkerbe ausläuft, „die Rücken- und Medullarfurche“. Ihre Begrenzung nach vorn bilden der quere Hirnwulst und nach der Seite die beiden Medullarwülste. Nach vorn ist nahe dem Rande der Keimhaut ein kleiner Hügel, die schon früher besprochene Blastocölblase, zu bemerken. Auch zu dieser Zeit ist der eigentliche Keim im Verhältnis zum mächtigen Nahrungsdotter noch sehr klein, wie das nach einer photographischen Aufnahme reproduzierte Bild des langgestreckten ovalen Eies eines Scyllium in instruktiver Weise zeigt. Auffallend ist die stark exzentrische Lage des Keimes, und nicht minder beachtenswert ist der Umstand, daß die Längsachse der Embryonalanlage weder mit dem Längs- noch Querdurchmesser des Eies zusammenfällt.

An Querschnitten ist jetzt das erste Auftreten des mittleren Keimblattes nachzuweisen. Es nimmt seinen Ursprung längs des Urmundes, an dessen hinterer Cirkumferenz es sich zuerst entwickelt und von hier nach vorn allmählich ausdehnt. Nur im Bereich der Randkerbe zeigt es eine Unterbrechung und wird dadurch in eine linke und eine rechte Hälfte zerlegt. Etwas nach einwärts von der Umschlagsstelle des äußeren in das innere Keimblatt sieht man in dem Querschnittsbild (Fig. 361) eine kleinzellige Masse

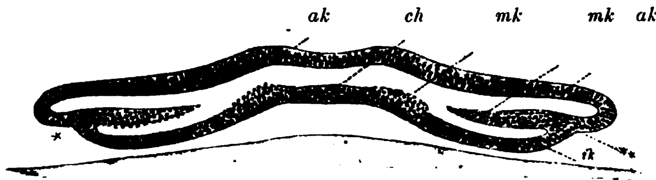


Fig. 361. Querschnitt durch den in Fig. 359 abgebildeten Selachierkeim entsprechend der Linie *sch*, nach ZIEGLER. *ch* Chordaentoblast. *ak* äußeres, *ik* inneres Keimblatt. *mk* mittleres Keimblatt. ** Mesodermrinne, von welcher das mittlere Keimblatt einwächst.

sich in den Raum zwischen die beiden primären Keimblätter hineinschieben, und zwar längs einer tiefen Rinne, welche von RÜCKERT als „Cölombucht“, von ZIEGLER als „Mesodermbildungsrinne“ beschrieben worden ist und welche der Einkerbung an dem Urmundrand der Amphibien (vergl. p. 759) entspricht. Wie RABL (L. K. III [1], 1892, p. 6) besonders hervorhebt, finden sich „im Grunde der Grube oder nicht weit davon entfernt häufig Teilungsfiguren, mit der Achse gegen die Grube gerichtet. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß von dieser Stelle, wie bei den Amphibien, die Bildung des Mesoderms erfolgt“.

Durch die Cölombucht wird die infolge des Auftretens des mittleren Keimblattes sehr verdickte Urmundlippe gewissermaßen in 2 kleinere Lippen zerlegt, von welchen die obere weiter nach außen vorspringt als die untere. Wenn von der Cölombucht aus eine Spalte noch tiefer in das mittlere Keimblatt einschneiden und es schon jetzt in das erst später sich trennende parietale und viscerale Blatt zerlegen würde, so erhielte man 2 links und rechts von der Randkerbe gelegene Säcke, welche die Grundlage für die spätere Leibeshöhle bilden.

Das von der Cölombucht am Urmundrand ausgehende mittlere Keimblatt ist seinem Ursprung nach von Rückert als peripheres, von Rabl als peristomales bezeichnet worden. Dazu gesellt sich noch ein zweites Ursprungsgebiet, das mit dem Wachstum des embryonalen Körpers an Ausdehnung gewinnt und als axiales (Rückert) oder gastrales (Rabl) unterschieden wird. Es nimmt nämlich an der Decke des Urdarmes seinen Ursprung. Hier tritt in ähnlicher Weise wie bei Amphioxus und den übrigen schon besprochenen Wirbeltierklassen eine Sonderung in verschiedene Zonen ein. Unter der Medullarrinne grenzt sich von den seitlichen Teilen des inneren Keimblattes ein schmaler Streifen cylindrischer Zellen ab (Fig. 361 *ch*), der von vorn nach der Randkerbe verläuft und später zum Aufbau der Chorda verwandt wird. Wir nennen ihn daher die Chordaanlage im Unterschied zu den seitlichen Teilen oder dem Darmentoblast (*ik*). Beide Abschnitte werden mit der Entwickelung des axialen oder gastralen Mesoblasts schärfer gegeneinander abgesetzt. Wie die Querschnitte (Fig. 362) lehren, ist zu beiden Seiten der Chordaanlage (*ch*)

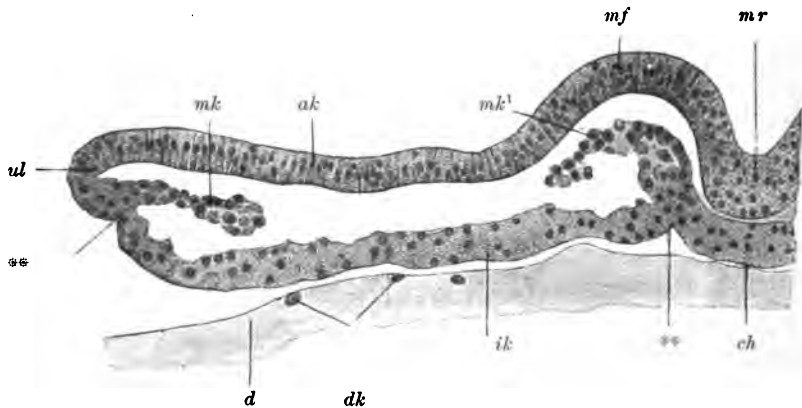


Fig. 362. Querschnitt durch eine Embryonalanlage von Pristiurus melanostomus (Stadium B Balfour) aus der vorderen Hälfte, nach Rabl (1892, Taf. VII, Fig. 3). *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *mk*, *mk*¹ peripherer, gastraler Mesoblast. *mf* Medullarfalten. *mr* Medullarrinne. *ul* Urmundlippe. ** Mesodermursprungsrinne. *d* Dotter. *dk* Dotterkerne. *ch* Chordaanlage.

in genau derselben Weise wie am Urmundrand eine tiefe Rinne (**) entstanden, der man gleichfalls den Namen einer Cölombucht oder Mesodermbildungsrinne geben kann. Denn auch hier nimmt von ihr eine ansehnliche Zellenwucherung ihren Ausgang, welche sich lateralwärts zwischen äußeres und inneres Keimblatt hineinschiebt, das oben erwähnte axiale oder gastrale Mesoderm (*mk*¹).

Von dieser Stelle giebt Rabl ebenfalls an, daß sich im Grunde der Grube oder in geringer Entfernung davon häufig Kernteilungsfiguren vorfinden, deren Achsen so stehen, daß sie ungefähr gegen die Gruben hinzielen.

Stellt man sich vor, daß von der Cölombucht sich eine Spalte in den Mesoblast fortsetzt und ihn in ein parietales und viscerales Blatt zerlegt, so erhält man links und rechts genau wie beim Amphioxus 2 vom Urdarm ausgehende Taschen zu beiden Seiten der Chordaanlage. „Man kann sich leicht überzeugen“, bemerkt Rabl, „daß hier

insofern eine Kontinuitätstrennung des Entoderms besteht, als Chordaentoderm und Darmentoderm nicht unmittelbar ineinander übergehen, sondern beide sich ins Mesoderm fortsetzen.“ Dazu ist noch hinzuzufügen, daß die Chordaanlage sich in das parietale Blatt des Mesoblasts fortsetzt, der Darmentoblast aber sich an einer Stelle, die ich Urdarmlippe genannt habe, ins viscerale Blatt umschlägt und mit ihm zusammen eine Art Urdarmfalte liefert. — Links und rechts von der Randkerbe (Fig. 359 *rk*) geht der gastrale in den peristomalen Mesoblast kontinuierlich über.

Den Befund können wir daher dahin zusammenfassen, daß der Mesoblast seiner Anlage nach eine paarige Bildung ist. Er besteht aus einer linken und einer rechten Hälfte, die durch die Chordaanlage voneinander getrennt sind. Jede Hälfte schiebt sich als ein zusammenhängendes Blatt von zwei Ursprungsstellen her, 1) von dem Urmundrand, und 2) seitlich von der Chordaanlage zwischen die Grenzblätter hinein. Ihr nach vorn gerichteter Rand ist halbmondförmig. Daher treffen Querschnitte (Fig. 362) vorn das mittlere Blatt doppelt, indem hier der vom Urmund und der seitlich von der Chordaanlage entspringende Teil durch einen Zwischenraum getrennt sind. Je mehr man aber in der Querschnittsserie nach hinten geht, um so kleiner wird der Zwischenraum, bis schließlich der peristomal und gastral gelegene Mesoblast in eine Schicht zusammenfließen.

An etwas älteren Keimen, die sich etwa auf dem Stadium C von BALFOUR befinden, spielen sich die uns schon bei Amphioxus und anderen Objekten bekannt gewordenen Veränderungen in derselben Reihenfolge ab, so daß nach dem Kopfende zu die Organdifferenzierung schon weiter fortgeschritten ist, während sie, je näher dem Urmundrand, sich um so mehr noch im Rückstand befindet. Von der Oberfläche gesehen ist Stadium C in Fig. 363 dargestellt. Der quere Hirnwulst oder die Kopffalte BALFOUR's, sowie die Medullarwülste, in welche sie sich nach hinten fortsetzt, springen über die Oberfläche weiter hervor und umfassen die tiefer gewordene Medullarrinne. Die Randkerbe ist noch weit auffälliger und dadurch so tief geworden, daß der hintere Teil der Scheibe in Gestalt der beiden



Fig. 363. Embryo von Torpedo im Stadium C von BALFOUR, nach ZIEGLER (L. K. III[5] 1892, Fig. 4).

Schwanz- oder Kaudallappen (tail swellings von BALFOUR) rückwärts über den Dotter herüber gewachsen ist.

An einer Schnittserie treten nun von hinten nach vorn folgende Veränderungen ein. Ein Querschnitt durch die Schwanzlappen (Fig. 364 A) zeigt, daß sie vollkommen frei dem Dotter aufliegen. Da sie ringsum vom Urmundrand begrenzt sind, ist derselbe zweimal getroffen und mit ihm die Ursprungslinie des Mesoblasts, an welcher wir eine mediane (*cm*) und eine laterale Strecke (*cl*) unterscheiden können. Etwas nach vorn von der Randkerbe liefert der Querschnitt (B) ein Bild, welches kaum anders als aus einer eingetretenen Verschmelzung der beiden Kaudallappen zu erklären ist. In ihre Nahtstelle (*n*) schneiden noch von oben und unten Furchen ein, von denen sich die obere nach vorn in die Medullarfurche, die untere in die Chordarinne fortsetzt. Ebenso

geht nach vorn zu die verschmolzene Zellmasse einerseits in die Medullarplatte, andererseits in die Chordaanlage über. Die seitwärts von der Naht gelegenen Abschnitte gleichen in ihrem Bau den Kaudallappen. Auch die an diesen unterschiedenen medianen Cölomrinnen (*cm*)

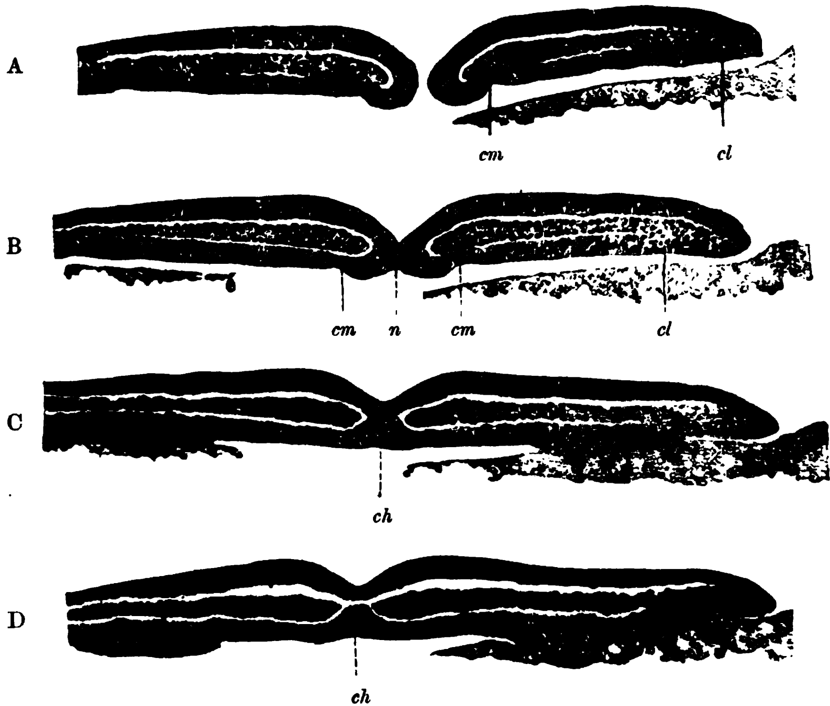


Fig. 364. Querschnittserie durch das hintere Ende eines Scyllium-Embryos. Photogr. d. anat.-biol. Inst. No. 10. Der Embryo steht in der Entwickelung zwischen den Stadien C und D von BALFOUR. A Schnitt durch den Sulcus neurentericus. B durch die Naht der Kaudallappen, C durch eine weiter nach vorn gelegene Stelle der Naht, D durch die Trennung von Medullar- und Chordaplatte. *ch* Chorda. *n* Naht des Urmundes. *cl, cm* laterale und mediane Cölombucht.

sind noch links und rechts von der Naht ausgeprägt. Doch hat, da der Schnitt nicht genau quer geführt ist, auf der linken Seite sich das mittlere Keimblatt schon von seiner medianen Ursprungslinie abgelöst. Im dritten Querschnittsbild (C) ist die Loslösung auch rechterseits erfolgt. An der Nahtstelle beginnt sich der zur Medullarplatte gehörige Teil der verschmolzenen Zellenmasse schon von der Chordaanlage besser abzugrenzen. Noch ein paar Schnitte weiter nach vorn (D) ist die Abtrennung vollständig geworden. Während das mittlere Keimblatt seinen medianen Ursprung an diesem Präparat bald nach dem Eintritt der Verschmelzung der Kaudallappen verloren hat, ist dagegen seine periphere Verbindung am Urmundrand an der lateralen Cölombucht noch auf vielen, weiter nach vorn gelegenen Schnitten der Serie anzutreffen. Nach ihrer Abtrennung von der Nahtstelle ist die Chordaanlage (*ch*) auf eine längere Strecke direkt mit dem Darmblatt verschmolzen (Fig. 364 D) oder, wie man zu sagen pflegt, in dieses

eingeschaltet. Sie bildet an der Decke des Darmes eine solide Leiste (Fig. 365 *ch*), die sich erst weiter kopfwärts vom Darmblatt gänzlich abschnürt und nun auf dem Querschnitt einen runden Stab zwischen



Fig. 365. Querschnitt durch eine Embryonalanlage von Pristiurus (Stadium C Balfour), nach Rabl (1892, Taf. VII, Fig. 4). *ak, ik, mk* äußeres, inneres und mittleres Keimblatt. *ik** Dotterentoderm. *ch* Chorda. *chr* Chordarinne. *d* Darm. *lh* Leibeshöhle. *cb* laterale Cölombucht. *lu* lateraler Urmundrand. *mp* Medullarplatte. *mr* Medullarrinne. *me* Merocyten.

den beiden Hälften des gastralen Mesoblasts darstellt. Auch an diesem ist noch eine Veränderung zu verzeichnen. Während nach hinten gastrales und peristomales Mesoblast zusammenhängen und eine geschlossene Schicht darstellen, weichen sie nach vorn auseinander, da wie es schon auf dem jüngeren Stadium (Fig. 362) der Fall war, der kopfwärts gerichtete Rand tief sichelförmig ausgeschnitten ist. Der gastrale Mesoblast ist daher im ganzen vorderen Bereich des Embryos durch einen immer größer werdenden Zwischenraum, in welchem die Grenzblätter unmittelbar übereinander liegen, vom peristomalen Mesoblast getrennt. Letzterer wird, je weiter nach vorn, immer schmäler und unbedeutender und hört schließlich auf, worauf der vordere Rand der Keimhaut die früher geschilderte Beschaffenheit des Umwachsungsrandes annimmt. Im gastralen Mesoblast beginnt zu dieser Zeit endlich auch die Leibeshöhle (Fig. 365 *lh*) aufzutreten, indem parietales und viscerales Blatt auseinanderweichen.

Aus der vorstehenden Darstellung geht die große Uebereinstimmung in den wesentlichen Vorgängen zwischen den Elasmobranchiern und Amphioxus hervor. Fast alle Forscher, Balfour, Hertwig, Rückert, Rabl, Swaen, Ziegler haben dies anerkannt. Ich führe als Beleg hierfür die Worte von Swaen an, in welchen er das Hauptergebnis seiner Untersuchungen zusammenfaßt: „La paroi dorsale de l'embryon se développe chez la torpille comme chez l'amphioxus. — L'épithélium qui constitue la paroi supérieure de la cavité gastrulienne forme les deux moitiés du mésoblaste et la corde dorsale par des processus semblables à ceux qui lui donnent naissance chez l'amphioxus. La marche de ces processus est identique au fond; la différence essentielle qui existe entre les deux consiste en ce fait que les diverticules mésoblastiques creux chez l'amphioxus sont pleins au contraire chez la torpille, du moins, au moment de leur formation."

Betreffs der Frage der Konkrescenz vergl. auch die in Kap. IV besprochenen Hemmungsmißbildungen mit Spina bifida, die in verschiedener Weise angestellten Experimente und endlich die Zusammenfassung der Hauptergebnisse von Kap. III und IV.

Weitere Sonderung der Keimblätter. Entstehung von Schwanz und After.

Auf dem Stadium D von Balfour (Fig. 366) hat die Keimhaut an Umfang weiter zugenommen; die Embryonalanlage selbst ist länger und deutlicher geworden. Die Medullarwülste, eine breite Rinne zwischen sich fassend, erheben sich weit über die Oberfläche. Vorn ist das Kopfende des Keimes schon vom Blastoderm eine Strecke weit abgeschnürt; hinten treten die beiden Schwanzlappen, von der tief einschneidenden Randkerbe getrennt, noch weit mächtiger über den Rand als Vorsprünge hervor. Die Medullarrinne biegt sich an der Randkerbe in eine Rinne an der Decke des Darmes um und wird an dieser Strecke von His als Incisura neurenterica, von Ziegler als rinnenförmiger Canalis neurentericus bezeichnet.

Auf einem erheblich weiter vorgerückten Stadium, das Balfour durch den Buchstaben F unterschieden hat (Fig. 367), ist in der vorderen Hälfte des Embryos die Medullarrinne zum Rohr geschlossen und das Kopfende als Höcker in noch größerer Ausdehnung von der Keimhaut abgeschnürt. Die Umwandlung der Rinne zum Rohr erfolgt in derselben Weise wie bei den Amphibien und Amnioten. Die Verwachsung der medianwärts eingekrümmten Medullarwülste beginnt

Fig. 366. Fig. 367.



Fig. 366. Torpedoembryo auf dem Stadium D von Balfour aus Ziegler (1892, Fig. 7).

Fig. 367 Torpedoembryo auf dem Stadium F von Balfour, aus Ziegler (1892, Fig. 8).

etwa in der Mitte des Keimes und schreitet von da nach beiden Enden fort. Vorn bleibt allerdings zunächst noch längere Zeit eine kleine Stelle offen und bildet den vorderen Neuroporus, auf welchen im Kapitel über das Nervensystem genauer eingegangen werden wird. In der hinteren Hälfte ist die sehr tief gewordene Medullarfurche noch offen; die Schwanzlappen sind eher noch größer und schärfer vom Keimhautrand abgesetzt als früher. Hinter der Kopfregion ist eine weitere wichtige Veränderung wahrzunehmen, die Sonderung des mittleren Keimblattes in eine größere Anzahl von Ursegmenten, deren Grenzen durch die Oberhaut hindurchschimmern.

Bei noch älteren Embryonen, die sich auf dem Studium G—J von

Balfour befinden, werden die beiden Caudallappen vollständig zum Schwanzende umgebildet. Nachdem dieser Vorgang schon von Balfour im ganzen richtig dargestellt worden ist, hat er neuerdings durch Schwarz, Ziegler und Virchow eingehende Untersuchungen erfahren, welche zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt haben. Ihren Abschluß findet die Schwanzentwickelung durch eine dreifache Nahtbildung, eine axiale, eine dorsale und eine ventrale, wie sie Virchow bezeichnet hat. Durch die axiale Naht werden die beiden medianen Ränder der Caudallappen in der schon früher beschriebenen Weise bis zur Schwanzspitze vereinigt. Die dorsale Schwanznaht hängt mit der Ausdehnung der Medullarrinne nach hinten zusammen. Die Medullarwülste erheben sich schließlich auch am Schwanzende und verschmelzen in einer dorsalen Naht. Hierbei kommt ein Canalis neurentericus zu stande, indem die früher schon besprochene Rinne zwischen den Enden der Caudallappen, die Incisura neurenterica, durch Verschmelzung der Medullarwülste in das Hinterende des Nervenrohres mit aufgenommen und zum Canalis neurentericus umgewandelt wird.

Die ventrale Schwanznaht entsteht durch die Verschmelzung der lateralen Ränder der Caudallappen. Sie bildet sich im Anschluß an die dorsale von der Spitze der verschmolzenen Caudallappen bis zu ihrer Wurzel am Blastodermrand; sie schreitet im Gegensatz zur dorsalen von hinten nach vorn vor. Eingeleitet wird sie durch eine veränderte Stellung der Caudallappen. Während diese anfangs in horizontaler Richtung flach ausgebreitet waren, nehmen sie allmählich eine verticale Stellung ein, indem sich ihr lateraler Rand nach unten krümmt (Fig. 368). Auf diese Weise wird die Darmrinne immer tiefer und wandelt sich schließlich dadurch in ein Rohr um, daß ihre Ränder, an denen das Mesoderm (Fig. 373 *MV*) in der bekannten Weise seinen Ursprung nimmt, sich aneinander legen und von der Schwanzspitze aus nach vorn zu verwachsen beginnen. Wie durch die dorsale Naht aus der Medullarrinne das Medullarrohr oberhalb der Chorda, so ist unterhalb derselben jetzt ein zweites Rohr aus der Darmrinne durch die ventrale Naht am Schwanzende entstanden. Beide Röhren biegen in dem Schwanzknopf durch den Canalis neurentericus, der durch Verschluß der gleichnamigen Incisur gebildet ist, wie bei Amphioxus und den Amphibien in einander um, eine Thatsache, die durch Kowalevsky auch für dieses Objekt zuerst festgestellt worden ist. Das ventrale Rohr wird als Schwanzdarm oder postanaler Darm unterschieden, bis zu der Stelle, wo sich an der Wurzel des Schwanzes der After anlegt.

Durch die Verschmelzung der hintersten Enden der Caudallappen wird ein kleinzelliges Gewebe geliefert, in welchem inneres und mittleres Keimblatt ineinander von beiden Seiten übergeben. Es ist eine Wachstumszone, welcher Ziegler den Namen Schwanzknopf gegeben hat. Durch seine Vermittelung gewinnt der Schwanz schon bei jungen Embryonen eine sehr erhebliche Länge (Fig. 368) und springt als Fortsatz nach hinten frei über die Oberfläche der Keimhaut weit hervor. —

Wir wollen jetzt an Querschnitten durch Embryonen vom Stadium D—H die eben besprochenen Nahtbildungen noch genauer untersuchen und dabei unseren Einblick in die an den Keimblättern vor sich gehenden Sonderungen vervollständigen. Wir beginnen mit 4 Figuren (369—372) aus einer Querschnittserie von Stadium D. In

Fig. 369 ist die axiale Naht der beiden noch horizontal gestellten Caudallappen vor der Incisura neurenterica zu sehen; sie bildet den Boden der bis zum hinteren Ende sich jetzt erstreckenden, sehr tiefen Medullarrinne. Auch beiderseits von der Urmundnaht ist das mittlere Keimblatt sowohl mit der Wand der Medullarrinne als auch mit dem Darmdrüsenblatt zu einer kleinzelligen Masse verschmolzen. Es ist hier die dem hinteren Rand der Caudallappen entlang verlaufende und zu beiden Seiten der Urmundnaht sich nach vorn fortsetzende Cölombucht getroffen. Bei Verfolgung der Schnittserie nach vorn sieht man sich die Sonderung der verschiedenen Anlagen aus der indifferenten Zellenmasse vollziehen. In Fig. 370

Fig. 368.



Fig. 369.

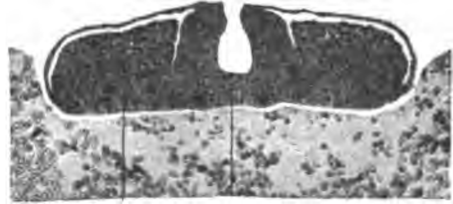


Fig. 370.



Fig. 371.



Fig. 372.



Fig. 368. Embryo von Torpedo im Stadium J—K von Balfour, n. Ziegler (1892, Fig. 9).

Fig. 369—372. 4 Figuren aus einer Querschnittserie von einem Scylliumembryo, der in seiner Entwickelung etwas weiter vorgeschritten ist als der in Fig. 366 abgebildete Embryo des Stadiums D von Balfour, nach Hertwig, Photogr. d. anat.-biol. Inst. *n* Naht. *mk* mittleres Keimblatt *ch* Chorda. *cl* laterale Cölombucht.

Fig. 369. Schnitt durch die Nahtstelle der beiden Caudallappen.

Fig. 370. Einige Schnitte weiter nach vorn.

Fig. 371. Schnitt durch die Gegend, wo sich in der Nahtstelle die Chorda von der Medullaranlage abspaltet.

Fig. 372. Trennnng der Chorda vom Darmdrüsenblatt.

hat sich die Chordaanlage durch Spalten schon teilweise vom mittleren Keimblatt abgegrenzt, geht aber nach oben noch in den Boden der Medullarplatte, nach unten in das Darmdrüsenblatt über. In einem etwas weiter nach vorn gelegenen Schnitte (Fig. 371) ist die Abgrenzung von der Medullarplatte ganz durchgeführt und nur nach abwärts ist die Chorda noch in das Darmdrüsenblatt eingeschaltet; einige Schnitte weiter nach vorn (Fig. 372) ist sie allseitig isoliert. Nachdem sich das mittlere Keimblatt in der medianen Cölombucht aus der Verbindung mit den Nachbarorganen getrennt hat, zeigt es eine kurze Strecke weit den Zusammenhang an der lateralen Cölombucht (Fig. 371 *cl*) mit dem äußeren und inneren Grenzblatt. In Figur 372 ist auch dieser Zusammenhang gelöst. Dagegen sieht man jetzt sich die Sonderung in einen dickeren, zellenreicheren, zu beiden Seiten der Chorda gelegenen Teil, die Ursegmentplatte, und in die dünne, aus zwei Lagen platter Zellen bestehende Seitenplatte sich vollziehen.

Von einem nächst älteren Stadium, auf welchem auch in der Schwanzregion des Embryos die Medullarrinne sich zum Rohr zu schließen beginnt, giebt uns Figur 373 einen Querschnitt. Der Schnitt fällt soweit vor den neurenterischen Canal, daß in der axialen Naht bereits die Abtrennung der Chorda nach allen Seiten stattgefunden hat. Dagegen ist noch die dorsale und die ventrale Schwanznaht zu sehen. Die letztere ist, wie man sich leicht vorstellen kann, dadurch entstanden, daß die Caudallappen aus der horizontalen in die verticale Stellung übergegangen sind und sich unter Bildung des Schwanzdarmes mit ihren lateralen Rändern aneinander gelegt haben. Da an diesen sich die lateralen Cölombuchten finden, sieht man an der ventralen Schwanznaht das mittlere Keimblatt mit beiden Grenzblättern in Zusammenhang, und zwar an einer Stelle, welche sich am Querschnitt des Schwanzdarmes durch eine kleine Einkerbung, die nichts anderes als die Cölombucht ist, deutlich markiert. Die weiter nach rückwärts folgenden Querschnitte der Serie, von denen sich in der Arbeit Virchow's keine Abbildungen finden, müssen in der axialen Naht ähnliche Bilder ergeben wie in den Figuren des vorausgehenden jüngeren Stadiums

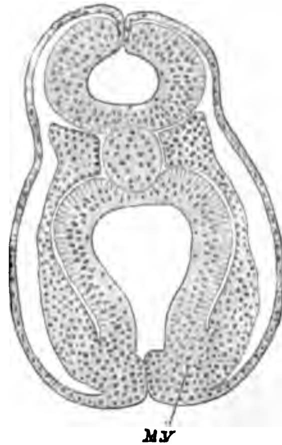


Fig. 373. Querschnitt durch das hintere Körperende einer Raja alba von 20 Ursegmenten, nach Virchow (1895, Fig. 6). *Mv* ventraler (früher lateraler) Mesodermursprung.

oder in der Querschnittserie durch das Schwanzende eines älteren Embryos, zu deren Besprechung ich jetzt übergehe.

Der Embryo gehört dem Stadium G von Balfour an, bei welchem der Schwanz ganz ausgebildet ist und an seinem hinteren Ende den neurenterischen Kanal einschließt. Einen Querschnitt durch den letzteren giebt Figur 375, in welcher das Nervenrohr nach unten in das Darmrohr geöffnet ist. Eigentümlich ist in der Figur die Trennung des Darmlumens in zwei Abteilungen durch eine ventralwärts vorspringende Zellenmasse. Dieselbe ist offenbar dadurch zu stande gekommen, daß die ventralen Nahtränder nach ihrer Vereinigung noch etwas nach

innen gewuchert sind. Das ist auch auf den noch weiter nach hinten folgenden Schnitten (Fig. 374) der Fall, an denen vor der Nahtlinie an der Schwanzspitze eine Scheidewand den inneren Hohlraum, der nach oben in der Verlängerung des Nervenrohres nach unten in der Verlängerung des Schwanzdarmes liegt, vollkommen in 2 Hälften getrennt hat. Während an der ventralen Schwanznaht sich das äußere Keimblatt schon abgespalten hat, bewahrt hier das mittlere noch längere Zeit seinen Zusammenhang mit dem Epithel des Darmrohres; auch mit seinem medialen, resp. oberen Rand ist es wenigstens auf der rechten Seite der abgebildeten Querschnitte, die offenbar ein wenig schräg zur Längsachse geführt sind, durch eine Brücke mit dem inneren Keimblatt verbunden an einer Stelle, die der medianen Cölombucht der jüngeren Stadien entsprechen würde. Weiter nach vorn verfolgt, zeigt die Schnittserie vor dem neurenterischen Kanal die axiale Nahtbildung (Fig. 376). Aus der Nahtstelle sondert sich nach vorn in der früher beschriebenen Weise allmählich die Chorda und spaltet sich von der ventralen Wand des Nervenrohres und der dorsalen Wand des Darmes ab (Fig. 377 u. 378). Auch an den weiter nach vorn gelegenen Querschnitten (Fig. 378) bis zur Schwanzwurzel ist die ventrale Naht noch aufzufinden, zeigt aber hier im Unterschied zu den mehr nach hinten gelegenen Schnitten die Veränderung, daß an der Nahtstelle sich auch das äußere Keimblatt noch nicht aus dem Zusammenhang gelöst hat.

Ein Querschnitt durch den neurenterischen Kanal auf dem noch älteren Stadium H ist in Figur 379 abgebildet. Er zeigt, wie das

Fig. 374.



Fig. 375.



Fig. 376.



Fig. 377.



Fig. 378.



Fig. 379.

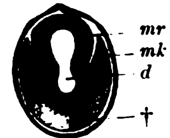


Fig. 374—378. 5 Figuren aus einer Querschnittserie eines Scylliumembryos, der sich auf dem Stadium G befindet.

Fig. 374. Schnitt nahe dem Schwanzende hinter dem Canalis neurentericus.
Fig. 375. Schnitt durch den Canalis neurentericus.
Fig. 376. Schnitt durch die axiale Naht vor dem Canalis neurentericus.
Fig. 377. Beginn der Differenzierung der Naht in Chorda und Medullarrohr.
Fig. 378. Vollständige Isolierung der Chorda von Nervenrohr und Darmrohr.
Fig. 379. Querschnitt durch die Verbindung von Nervenrohr und Schwanzdarm durch den Canalis neurentericus eines Torpedoembryos auf dem Stadium H, nach Ziegler (1892, Fig. 24[4]). *mr* Nervenrohr. *mk* mittleres Keimblatt. *d* Darmrohr. † Verschmelzungsstelle von innerem und mittlerem Keimblatt an der ventralen Schwanznaht.

mittlere Keimblatt auch noch jetzt eine Strecke weit mit der ventralen Darmwand verschmolzen ist und sich von da in zwei flügelförmigen Fortsätzen nach oben schiebt, wie in den Figuren 374—376.

Wenn wir die verschiedenen mitgeteilten Befunde, welche die Querschnitte durch das hintere Ende jüngerer und älterer Selachierembryonen darbieten, vergleichend überblicken, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß sie in hohem Maße zu Gunsten der Urmundtheorie sprechen und aus ihr leicht ihre Erklärung finden. Daher hat denn nicht nur His die Selachier als eine Hauptstütze für seine Konkrescenztheorie benutzt, sondern auch H. Virchow hat auf Grund seiner Untersuchungen die Erklärung abgegeben (L. K. III [5] 1895, p. 118): „Mir scheint es auch, daß die Vorstellung einer Konkrescenz der axialen Teile bei Selachiern wahrscheinlich, ja ich muß sagen, es scheint mir, daß sie zwingend ist.“ Sehr beweisend ist namentlich die von His und Virchow (1895, p. 114) gemachte Beobachtung, daß an ihrem hinteren Ende die Chordaanlage sich, in zwei Hälften gespalten, in die Seitenwände des Canalis neurentericus bei Embryonen verschiedener Stadien verfolgen läßt.

Noch ein paar Worte über die Veränderungen, welche das mittlere Keimblatt in den Stadien D—H eingeht. Bald nach seiner Abtrennung von der zu jeder Seite der Chorda gelegenen Cölombucht bildet sich in ihm ein enger Spaltraum zwischen seinem parietalen und visceralen Blatt aus (Fig. 365 *lh*). In der Embryonalanlage zuerst auftretend, breitet er sich von da bald auch peripherwärts aus. In der Größe der Zellen prägt sich immer deutlicher ein Unterschied zwischen dem an Chorda und Nervenrohr angrenzenden und dem mehr lateral gelegenen Abschnitt des mittleren Keimblattes aus; ersterer wird als Ursegmentplatte, letztere als Seitenplatte unterschieden (Fig. 365). Dort werden die Zellen cylindrisch, hier abgeplattet. Die Gliederung in die Ursegmente beginnt in der Halsgegend, indem von der oberen medialen Kante der Ursegmentplatte beginnend sich Querfurchen ausbilden, die in das parietale und viscerale Blatt von außen einschneiden und es einfalten; so entstehen lauter kleine Abteilungen, deren Zahl von vorn nach hinten zunimmt. Sie schnüren sich dann von vorn nach hinten vollständig voneinander ab, bleiben aber noch längere Zeit nach abwärts und seitlich mit der Seitenplatte in Zusammenhang. Ihre Hohlräume oder die Ursegmenthöhlen kommunizieren daher auch nach abwärts mit der nicht segmentierten Leibeshöhle. Man kann zu dieser Zeit den Befund auch so darstellen, daß man sagt: die Leibeshöhle ist nach dem Rücken des Embryos zu mit einer Reihe dicht hintereinander gelegener, kleiner, sackartiger Ausstülpungen oder Taschen besetzt. Wie später die Epithelwandungen der Taschen sich umbilden, und wie sie sich von den Seitenplatten abschnüren, ist bei den Selachiern in besonders instruktiver Weise zu verfolgen und wird in Bd. III, Kap. 1 und 2 näher dargestellt werden.

Als letzter Punkt ist endlich noch die Entwickelung des Afters und die Anlage des Schwanzdarmes zu besprechen. Die Bildung des Afters hängt mit den Vorgängen zusammen, die sich an der ventralen Nahtlinie abspielen, wo alle 3 Keimblätter anfangs verschmolzen sind (Fig. 373, 377). Dann trennt sich zunächst, wie schon früher beschrieben wurde, das äußere Keimblatt als eine besondere Schicht ab, von hinten beginnend und nach vorn fortschreitend.

Mesoblast und Entoblast bleiben dagegen an der ventralen Seite

des Darmrohres in der Umgebung des Canalis neurentericus und eine Strecke weit vor demselben noch in Verbindung. Auf dem Querschnitt erscheint hier der Mesoblast in der Form zweier flügelartiger Auswüchse des Darmrohres (Fig. 376 u. 379). Weiter nach vorn dagegen trennt sich der Mesoblast dann auch vom Darmrohr längs der Naht ab. An einer Stelle nahe der Schwanzwurzel kommt es hierbei zur Afteranlage. Die Stelle wird dadurch kenntlich, daß hier, wenn sich die Abspaltungen vollziehen, das Epithel des Schwanzdarmes eine kurze Strecke mit dem äußeren Keimblatt in direkte Berührung tritt und es etwas nach außen hervortreibt, während es nach hinten und nach vorn durch einen größeren Zwischenraum getrennt bleibt. Wie bei anderen Wirbeltieren, kann diese Stelle als Aftermembran bezeichnet werden; eine Oeffnung fehlt noch und wird erst auf einem verhältnismäßig späten Stadium durch Zerreißung der Aftermembran sichtbar.

Nach vorn von der Aftergegend und der Schwanzwurzel setzt sich nach Formierung des Schwanzes die Nahtbildung auf die angrenzenden Ränder des Blastoderms (Fig. 368) weiter fort. Es wachsen nämlich bei der Ausbreitung des Blastoderms auf dem Dotter seine Ränder unter dem Schwanz des Embryos einander entgegen und verschmelzen hier im Anschluß an die ventrale Schwanznaht in einer Dottersacknaht (Virchow), die nun wieder von vorn nach hinten fortschreitet, bis die Umhüllung des Nahrungsdotters ganz beendet ist.

Ueber das endgiltige Schicksal des postanalen Darmes sind wir schon durch Balfour (A. L. III [5] 1878, p. 219) genauer unterrichtet worden. Mit dem Schwanz, der sehr in die Länge wächst, nimmt er ebenfalls an Länge zu, erhält aber ein engeres Lumen als der vor der Aftermembran liegende Darmabschnitt. An der Schwanzspitze, wo er durch den Canalis neurentericus in das Nervenrohr umbiegt, weitet er sich ansehnlich aus und bildet das zuerst von Balfour beschriebene (1878, p. 219) Schwanzbläschen (caudal oder terminal vesicle). Am hinteren Ende bleibt das mittlere Keimblatt noch längere Zeit mit dem Darmrohr und dem Schwanzknopf in Verbindung. Dieser liefert das Zellenmaterial zur Verlängerung der Mesodermstreifen. Er ist, wie Ziegler (L. K. III [5] 1892, p. 96) hervorhebt, stets ein Ort lebhafter Zellvermehrung, und werden Mitosen häufig an ihm getroffen. Im Schwanz ist keine Leibeshöhle mehr in dem Mesoblast entwickelt. Vor dem Canalis neurentericus fließt die Chorda mit dem Entoderm und dann mit dem Medullarrohr zu einem kurzen Streifen undifferenzierten Gewebes zusammen.

Bei noch älteren Embryonen verdünnt sich der postanale Darm immer mehr und verliert bald ganz seine Höhlung; der solide Epithelstrang löst sich dann in einzelne Stücke auf, die noch später verschwinden. Ebenso schließt sich der Canalis neurentericus. Die Aftermembran reißt ein, so daß der Enddarm nun hier sein definitives Ende mit der Oeffnung nach außen erhält.

Die Keimblätter der Teleostier.

Ueber die Teleostierentwickelung liegen sehr zahlreiche Arbeiten vor. Sind doch von vielen Arten die Eier leicht in großer Menge zur Untersuchung zu beschaffen; auch kann an ihnen die künstliche Befruchtung ausgeführt werden, so daß der Forscher in der Lage ist,

sich lückenlose Serien der aufeinander folgenden Stadien zu konservieren. Leidet bietet das Objekt in anderer Hinsicht manche Schwierigkeiten dar. Der Nahrungsdotter wird durch die konservierenden Reagentien und bei Einbettung in Paraffin so hart, daß er sich nicht schneiden läßt. Aber auch der Keim liefert auf Schnitten leider nicht die klaren und leicht zu deutenden Bilder, wie Durchschnitte durch die Keimscheibe eines Selachiers. Es liegt dies hauptsächlich daran, daß die Keimblätter sich wenig scharf gegeneinander abgrenzen, indem trennende Zwischenräume und Spalten fehlen. Daher hat unser Einblick in die allgemeinen Gesetze der Wirbeltierentwickelung durch dieses Objekt trotz seiner leichten Beschaffung und der großen Anzahl der mit ihm beschäftigten Forscher weniger Förderung erfahren, als durch das Studium der Selachier und Amphibien.

Auf die älteren Abhandlungen von Rusconi (A. L. III 1836) und Vogt (A. L. III[4] 1842), welche die partielle Furchung am Fischei entdeckten, folgten die grundlegenden Untersuchungen von Lereboullet (A. L. III[4] 1854, 1863) und Oellacher (A. L. III[4] 1872, 1873), von denen der erstere sich mit dem Hechtei, der letztere mit dem Forellenei in langjährigen Studien beschäftigte. Neue wichtige Gesichtspunkte stellten darauf His und Goette auf. His (A. L. II 1874, 1875) wurde durch messende Untersuchungen am Lachsei zu seiner Konkrescenztheorie geführt, die bis jetzt den Gegenstand vielfacher Kontroversen gebildet hat. Goette (L. K. III[6] 1873) führte an Schnittpräparaten den Nachweis, daß bei der Forelle das untere Keimblatt nicht durch eine Spaltung des Keimes in zwei Schichten, wie früher allgemein gelehrt wurde, sondern durch einen wirklichen „Umschlag" des hinteren Keimrandes seinen Ursprung nimmt. Als einen Gastrulationsprozeß versuchte auch Haeckel (A. L. I 1875), ausgehend von Beobachtungen eines nicht näher bestimmten Ganoideneies, die Bildung des unteren Keimblattes darzustellen, wich aber hierbei von der richtigen Angabe Goette's darin ab, daß er die Keimscheibe sich ihrem ganzen Umfang entlang umschlagen und die so entstehende untere Schicht von überall her nach dem Centrum zu einem geschlossenen Blatt zusammenwachsen ließ. Die aus 2 Blättern zusammengesetzte Scheibe, welche wie ein Uhrglas dem Dotter aufliegt, nannte Haeckel eine *Discogastrula*. Er ließ den Nahrungsdotter die Urdarmhöhle vollständig ausfüllen und zugleich aus ihrer Mundöffnung noch weit hervorragen. Zur Erklärung fügte er hinzu: „Stellen wir uns vor, die ursprüngliche Glockengastrula wolle einen kugeligen Nahrungsballen verschlucken, der viel größer ist, als sie selbst, so wird sie sich beim Versuche dazu in derselben Weise scheibenförmig auf letzterem ausbreiten, wie es hier der Fall ist."

Es folgen eine Reihe kleinerer Arbeiten von Bambeke und Van Beneden, von Kupffer, der die Aufmerksamkeit auf die nach ihm benannte Blase lenkt, von Ransom, Stricker, Ziegler u. a. Daran schließen sich die umfassenden, auf vieljährigen Studien fußenden Untersuchungsreihen von Hoffmann (A. L. III[4] 1881, 1884) und insbesondere Henneguy's Recherches sur le développement des poissons osseux, embryogénie de la truite (A. L. III[4] 1888). Die Entwickelung mariner Teleostier hat in dem letzten Jahrzehnt eine besondere Pflege in England und Amerika gefunden. Dort waren es Cunningham, Brock, Fullerton, Mc Intosh, hier Alexander Agassiz und Whitman, Ryder, Henry Wilson, Cornelia Klapp, welche viele Arten mariner Fische, wie Seranus, Batrachus tau, Pleuronectes, auf ihre Entwickelung untersuchten (s. Litteratur K. III[6]).

Endlich wurde in letzter Zeit die von His aufgeworfene Frage der Konkrescenz von neuem einer Prüfung unterzogen durch Virchow, Kopsch und Jablonowski. Kopsch suchte auf experimentellem Wege an Salmonidenkeimen eine Entscheidung herbeizuführen. Jablonowski hat durch sorgfältiges Studium von Serienschnitten verschieden weit entwickelter Keimscheiben einige Verhältnisse der Keimblattbildung und der Entstehung des Rückenmarkes genauer festgestellt.

Bei der Darstellung der Keimblattbildung gehen wir vom Keimblasenstadium aus. Ein solches läßt sich am Ende des Furchungsprozesses auch bei den Teleostiern deutlich unterscheiden, indem sich zwischen den Massen der immer kleiner und zahlreicher werdenden Embryonalzellen und dem Dottersyncytium (Virchow) oder dem Periblast (Agassiz und Whitman, Ziegler) eine Höhle, gleich wie bei den Selachiern, bildet. Der Keim, der sich jetzt immer weiter auf dem Nahrungsdotter ausbreitet und die Form einer mäßig gekrümmten Scheibe annimmt, läßt sich mit einem Uhrglas vergleichen, das mit seinen Rändern dem Nahrungsdotter fest aufsitzt und im Centrum von ihm durch die oben erwähnte Keimblasenhöhle getrennt ist. Seinem Rand entlang ist das Dottersyncytium etwas verdickt und als „Keimwall" von His unterschieden worden. (Peripheres Dottersyncytium von H. Virchow.) Auch ist jetzt früh schon ein vorderer und hinterer Bezirk an der Keimscheibe, sowie die Längs- und Querachse des späteren Embryos zu bestimmen. Es beginnt sich nämlich die Keimscheibe bei ihrer Ausbreitung über dem Dotter in ihrer vorderen Hälfte und im Centrum immer mehr zu verdünnen und durchsichtiger zu werden, während sie im hinteren Randbezirk, der etwa die Form eines Halbmondes hat, verdickt und dunkler erscheint. An konservierten, vom Dotter abgelösten und mit Karmin gefärbten Präparaten sind diese Unterschiede bei der Flächenbetrachtung deutlich wahrzunehmen. Dadurch wird der Forscher, wie schon Goette erkannt hat (L. K. III [6] 1873, p. 687) in den Stand gesetzt, die Durchschnitte an verschiedenen Keimen entweder in sagittaler oder in transversaler Richtung genau anzufertigen, was für das Studium der Keimblattbildung sehr wichtig ist. Außerdem ist der Rand, namentlich auf bestimmten Stadien, in seinem ganzen Umfang etwas zellenreicher und dicker als die Scheibe in ihrer Mitte, so daß vielfach für ihn der Name Randwulst (Goette, His) gebraucht wird.

Eine charakteristische Eigentümlichkeit des Teleostierkeimes tritt jetzt schon frühzeitig an Durchschnitten hervor. An der aus mehreren übereinander geschichteten Lagen von Zellen zusammengesetzten Wand ist die oberste Lage von den tieferen deutlich unterscheidbar. Ihre Zellen werden im weiteren Verlauf der Entwickelung immer stärker abgeplattet und sind untereinander zu einer Art Membran fester verbunden, wodurch eine Anzahl von Eigentümlichkeiten in der Entwickelung der Teleostier im Gegensatz zu den übrigen Wirbeltieren hervorgerufen wird. Die oberste einfache Lage wurde von Goette als **Deckschicht**, die darunter gelegenen Zellen als Grundschicht bezeichnet, eine Benennung, welche im folgenden beibehalten werden wird.

Der Verlauf der Gastrulation ist ein sehr ähnlicher wie bei den Selachiern. Vom hinteren verdickten Randbezirk aus bildet sich das innere Keimblatt durch einen Umschlag des Keimscheibenrandes (Fig. 380) oder durch eine Art von Einstülpung der Keim-

blasenwand. Der Vorgang ist zuerst von GOETTE (1873) richtig erkannt und von späteren Forschern (HAECKEL, HENNEGUY, ZIEGLER, WILSON, HOFFMANN etc.) vielfach bestätigt worden. In letzter Zeit

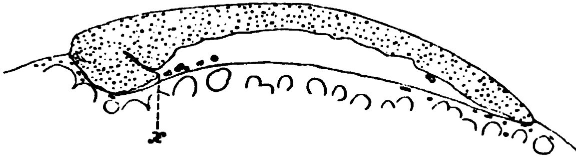


Fig. 380. Längsschnitt durch einen Salmonidenkeim im Beginn der Gastrulation nach JABLONOWSKI (1898, Fig. 1).

hat JABLONOWSKI (L. K. III [6] 1898) von der Gastrulation der Teleostier die genaueste Darstellung gegeben, so daß ich sie dem Folgenden zu Grunde lege.

In Fig. 380 ist auf einem Längsschnitt das allererste Auftreten des Umschlages zu beobachten. Die halbmondförmige Verdickung des hinteren Randwulstes, welche schon bei der Flächenbetrachtung zu erkennen ist, wird hauptsächlich dadurch hervorgerufen, daß eine Strecke weit durch Einfaltung des Randes oder durch centripetale Wanderung der Zellen in das Innere der Keimblasenhöhle unter dem äußeren ein zweites inneres Keimblatt entstanden ist; beide sind durch einen deutlichen Spalt voneinander getrennt. Der Schnitt liefert ein Pendant zu dem Medianschnitt durch einen Selachierkeim im ersten Stadium der Gastrulation (Fig. 355). An der Einstülpung ist die oben besprochene Deckschicht, wie es später auch bei anderen Organanlagen geschieht, nicht beteiligt. Sie setzt sich, getrennt von der Grundschicht, welche den Umschlag besorgt, über die Einstülpungsrinne hinweg direkt in das Randsyncytium fort. Das so in erster Anlage begriffene innere Keimblatt zeigt jetzt und noch längere Zeit einen freien, nach vorn gerichteten Rand, an welchen sich einzelne, locker verbundene Zellen anschließen. Infolgedessen geht auch der schmale Spaltraum zwischen ihm und dem Dottersyncytium, welchen wir als Urdarmhöhle deuten müssen, nach vorn in die Keimblasenhöhle kontinuierlich über, nach rückwärts dagegen wird er durch die Deckschicht nach außen abgeschlossen. Der Umschlagsrand ist die dorsale Urmundlippe.

Auf einem etwas weiter vorgerückten Stadium der Gastrulation beginnt sich allmählich die Embryonalanlage bei Ansicht der Oberseite der Keimscheibe in auffallendem Lichte zu markieren. Bei ihrer Darstellung halten wir uns an die von KOPSCH gegebenen Abbildungen (siehe auch Bd. I [2], Kap. 6, p. 34).

In der Mitte des hinteren Randwulstes (Fig. 381) tritt ein kleiner, über die Oberfläche und nach hinten vorspringender Höcker auf, der **Knopf** oder die Schwanzknospe (OELLACHER). Einige Zeit später verändert sich das Oberflächenbild des unmittelbar vor dem Knopf gelegenen Feldes mit der Entwickelung des vorderen Teiles des Centralnervensystems (Fig. 382 u. 384). Im äußeren Keimblatt entsteht eine Verdickung von der Form eines Rhombus, dessen hintere Ecke mit dem Knopf zusammenhängt und bildet das „Embryonalschild“ von KUPFFER und OELLACHER oder die Embryonalanlage. In der Mitte zeigt sie eine kleine Vertiefung. Auf noch späteren Stadien wird die

Entfernung zwischen dem vorderen Rand der Embryonalanlage, welcher dem queren Hirnwulst bei anderen Wirbeltieren entspricht, und dem Endknopf immer größer. Die seichte Vertiefung in der vorhin beschriebenen rhombischen Figur verlängert sich dabei in eine feine Rinne, die in einiger Entfernung vor dem Endknopf verstreicht.

Fig. 381.

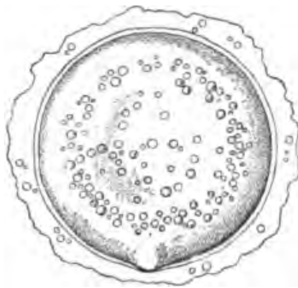


Fig. 382.

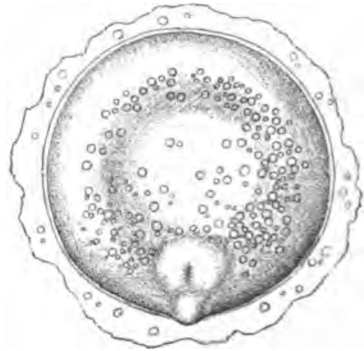


Fig. 383.

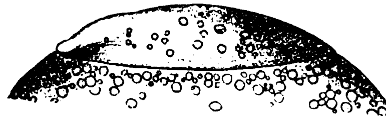


Fig. 384.



Fig. 381. Keimscheibe der Forelle auf Stadium I nach Kopsch (L. K. III [6] 1898, Taf. X, Fig. 1).

Fig. 382. Oberflächenansicht der Forellenkeimscheibe auf Stadium II nach Kopsch (1898, Taf. X, Fig. 2).

Fig. 383. Profilansicht der auf dem Dotter liegenden Keimscheibe von Fig. 381 nach Kopsch (l. c. Taf. X, Fig. 2a).

Fig. 384. Oberflächenansicht der Forellenkeimscheibe auf Stadium IV nach Kopsch (l. c. Taf. X, Fig. 4).

Auf Sagittalschnitten durch Keimscheiben, die auf diesen verschiedenen Stadien stehen, sieht man das innere Keimblatt sich immer mehr vergrößern und den hinteren Bezirk der Keimhaut in größerer Ausdehnung doppelblätterig werden. Welche Lageveränderungen der Zellen finden hierbei statt? Dringen am Umschlagsrand einfach neue Zellen, die ursprünglich an der Oberfläche lagen, nach unten und vorn vor und schieben den freien Rand des in Entwickelung begriffenen unteren Keimblattes der Fig. 380 auf dem Boden der Keimblasenhöhle weiter nach dem Centrum der Keimscheibe vor? Bildet sich also das innere Blatt nur durch fortdauernde Einstülpung vom Urmundrand aus? Oder ist der Hergang ein komplizierterer? Daß letzteres der Fall ist, läßt sich aus mehreren Erscheinungen schließen:

Einmal vergrößert sich ja fortwährend die ganze Keimhaut in der Fläche; der Randwulst schiebt sich auf dem Nahrungsdotter vom animalen Pol aus immer mehr nach dem Aequator der Eikugel vor.

Für die Annahme, daß der hintere Rand mit dem Endknopf an dieser Bewegung nicht beteiligt sei und gewissermaßen ein Punctum fixum darstelle, von welchem nur eine centripetal gerichtete, das innere Keimblatt liefernde Zellenverschiebung ausgehe, läßt sich kein triftiger Grund anführen. Dagegen geht aus Experimenten und Erfahrungen, die man an anderen Objekten gemacht hat, klar hervor, daß sich am dorsalen Urmundrand zwei Prozesse kombiniert abspielen. Neben der auf Einstülpung beruhenden, centripetalen Zellenbewegung vollzieht sich gleichzeitig eine entgegengesetzte, centrifugale Verschiebung des Urmundrandes, wodurch dann eine weitere Vergrößerung des inneren Keimblattes in der Fläche zustande kommen muß.

Für letztere Ansicht sprechen namentlich wichtige Befunde, welche zuerst von JABLONOWSKI für das Forellenei festgestellt worden sind und welche zugleich lehren, daß die Verschiebung des Urmundrandes nach dem Aequator zu sich in ähnlicher Weise wie bei den Selachiern, nämlich unter Entstehung einer medianen Nahtlinie abspielt. Denn auf einer Serie von Sagittalschnitten bieten die der Medianebene zunächst geführten einen etwas anderen Befund dar als die etwas mehr lateral gelegenen. Nur bei letzteren (Fig. 385 B) geht ein trennender

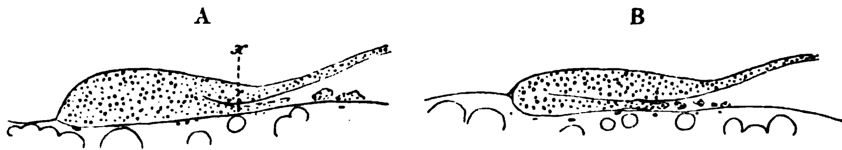


Fig. 385. Zwei Längsschnitte durch eine etwas ältere Keimscheibe vom Lachs als Fig. 381 zwischen Stadium I und II nach KOPSCH. A Medianschnitt, B etwas mehr lateral geführt. Nach JABLONOWSKI (L. K. III[6] 1898, Fig. 2 u. 3).

Spalt zwischen äußerem und innerem Keimblatt bis nahe an den Umschlagsrand heran. In der Medianlinie dagegen „sind die beiden Blätter vom Centrum nach der Peripherie nur in einer Ausdehnung getrennt, die ungefähr der Länge der gesamten unteren Schicht in in Fig. 380 entspricht".

JABLONOWSKI unterscheidet demnach jetzt im Bereich der Embryonalanlage zwei Bezirke, einen vorderen, älteren, in dem obere und untere Schicht von Anfang an durchgehends getrennt sind, und einen hinteren Bezirk, der sich als Zuwachs zu jenem betrachten läßt. In diesem sind die beiden Blätter in der Medianlinie verschmolzen, seitlich davon aber voneinander getrennt. So viel als der Zuwachs beträgt, hat sich der Urmundrand über den Dotter centrifugal nach abwärts verschoben.

An Sagittalschnitten durch ältere Stadien sieht man nun fort-



Fig. 386. Zwei Längsschnitte durch eine noch etwas ältere Keimscheibe vom Lachs nach JABLONOWSKI. (1898, Fig. 4 u. 5). A Medianschnitt, B etwas mehr lateral geführter Längsschnitt.

während den aus 2 Keimblättern bestehenden Bezirk der Keimhaut umfangreicher werden; und dabei macht sich stets zwischen den medianen und den mehr seitlich davon geführten Schnitten der Unterschied geltend, daß auf ersteren äußeres und inneres Blatt längs eines axialen Streifens auf das innigste verschmolzen, lateralwärts davon aber bis auf den Umschlagsrand voneinander getrennt sind.

Dieselbe Beobachtung wie JABLONOWSKI hat auch schon GORONOWITSCH gemacht und in den Sätzen ausgesprochen: „Im Bereiche des Embryonalfeldes ist das verdickte Ektoderm von dem ventral liegenden primären Entoderm durch eine deutliche Grenze getrennt, die aber auf dem Medianschnitt nicht so weit nach hinten sich erstreckt, wie es an den seitlichen Sagittalschnitten der Fall ist.“ „Die axiale, noch nicht in Keimblätter getrennte Strecke des Embryonalschildes nenne ich aus später zu erörternden Gründen den hinteren Achsenstrang“ (L. K. III [6], 1885, p. 386).

An Querschnittserien ist die Naht ebenso gut wie an Sagittalschnitten nachzuweisen. Als Beleg können die von GORONOWITSCH veröffentlichten Figuren 387 u. 388 dienen, von denen die erstere einen Schnitt durch die Nahtstelle, die letztere einen Schnitt etwas vor ihr darstellt.

Wie kommt die Bildung des axialen Streifens zu stande? Wie JABLONOWSKI mir mit Recht zu bemerken scheint, „ist die Vor-

Fig. 387.

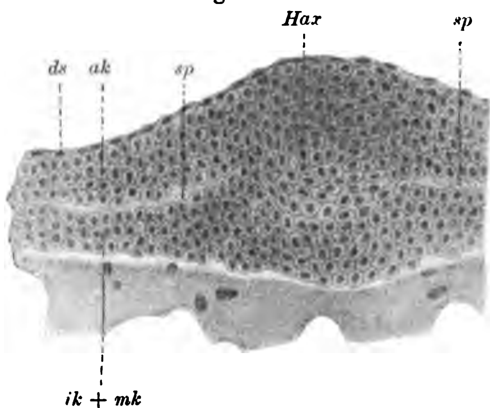


Fig. 388.

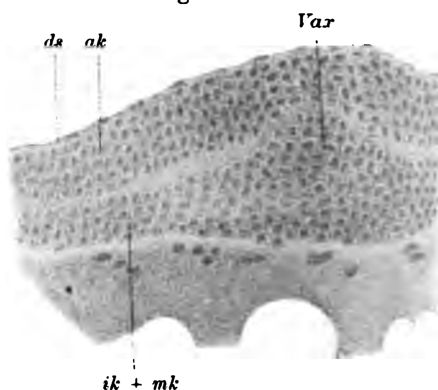


Fig. 387. Schnitt aus der Schwanzknospengegend eines Embryos von Salmo salar von 1 mm Länge. Zu beiden Seiten des Achsenstranges *Hax* beginnt die Grenze (*sp*) zwischen Ektoderm (*ak*) und primärem Entoderm (*ik* + *mk*) deutlich zu werden. *ds* Deckschicht, nach GORONOWITSCH (Taf. XX, Fig. 14).

Fig. 388. Querschnitt etwas weiter nach vorn als Fig. 387, von demselben Embryo. Die mediane Verschmelzung zwischen Ektoderm und Entoderm ist geschwunden. *Vax* vorderer Achsenstrang, nach GORONOWITSCH (Taf. XX, Fig. 15).

stellung kaum von der Hand zu weisen, daß es sich dabei um eine Nahtbildung handelt, welche durch Zusammenschiebung seitlich gelegener Bezirke des Urmundrandes nach der Mittellinie der Keimscheibe bedingt ist“. „Es wären demgemäß in dem an die Embryonalanlage angrenzenden Keimhautrande zwei Richtungen der Zellenverschiebung anzunehmen. Eine derselben entspricht dem Fortschreiten des Umschlages, während die andere gegen die Mittellinie gerichtet

ist. Als Resultante aus beiden Kräften ergiebt sich die Verlängerung des embryonalen Bezirkes nach hinten unter Bildung eines medianen Streifens, welcher den Zusammenhang von oberer und unterer Schicht, d. h. den Bau des Randes aufweist". Oder anders ausgedrückt, der mediale Streifen entsteht wie bei den Selachiern durch eine von vorn nach hinten sich vollziehende Verschmelzung des linken mit dem rechten Urmundrand und kann daher als Urmundnaht bezeichnet werden.

Der eben begründete Satz bedarf, um eine erschöpfende Auslegung der Befunde zu geben, noch eines Zusatzes. Denn wenn die Urmundnaht von ihrem ersten Auftreten an unverändert bliebe, so müßte sie, da sie schon auf dem Stadium der Figur 385 uns zum erstenmal entgegentrat, auf älteren Stadien (Fig. 386) immer länger werden und fast die ganze Keimhaut, soweit sie doppelblätterig geworden ist, von vorn nach hinten durchsetzen. Das ist aber nicht der Fall. Die Nahtstelle hat auf Längsschnitten eine Ausdehnung, welche auf den sich folgenden Stadien (Fig. 385 und 386) ziemlich gleich groß ist, während sie doch eigentlich einen neuen Zuwachs erfahren sollte. Dagegen nimmt auch in der Medianebene jetzt der Spalt zwischen innerem und äußerem Keimblatt an Länge beständig zu. (Man vergl. Fig. 385 mit Fig. 386.) Eine Erklärung findet dieses Verhalten in der Annahme, daß einige Zeit nach Eintritt der Urmundnaht in derselben Weise, wie es auch bei anderen Nahtbildungen gewöhnlich geschieht, der Verschmelzung der Umschlagsränder (Fig. 387) eine Trennung der äußeren von den inneren Faltenblättern (Fig. 388) auf dem Fuß nachfolgt. In der Naht löst sich also die Verbindung zwischen äußerem und innerem Keimblatt von vorn nach hinten, so daß der hinten stattfindende Zuwachs vorn wieder durch Abtrennung aufgewogen wird.

Ehe die weitere Sonderung der Keimblätter näher besprochen wird, ist hier wohl der geeignete Platz, eine zusammenfassende Skizze von der Ausbreitung der Keimhaut auf der Dotterkugel, von dem Längenwachstum und der äußeren Veränderung der Embryonalanlage zu geben, und auf die verschiedenen Theorieen einzugehen, die hierüber aufgestellt worden sind. Schritt für Schritt rückt der Randwulst vom animalen gegen den vegetativen Pol zu vor (vergl. die Fig. 381, 382, 393, 394 und die Schemata A—D der Fig. 397) und nimmt, bis er den Aequator des Eies erreicht, an Umfang entsprechend zu. Die Keimhaut verdünnt sich hierbei (Fig. 399) zu einer sehr dünnen Membran stark abgeplatteter Zellen, welche dem Dotter mit seiner oberflächlichen Syncytiumschicht, nur durch einen feinen Spalt getrennt, aufliegt. Mit Ueberschreitung des Aequators (Fig. 397 C, Fig. 394) beschreibt der Randwulst einen immer kleiner werdenden Kreisumfang und stellt schließlich die Umrandung eines Loches (Fig. 389 und Fig. 397 D) dar, welches, am hinteren Ende des mittlerweile mehr in die Länge gewachsenen embryonalen Körpers gelegen, noch ein kleines Stückchen des Nahrungsdotters frei zu Tage treten läßt. Aus später zu erörternden Gründen kann jetzt die Oeffnung als Blastoporus, der Randwulst als ringförmige Urmundlippe bezeichnet und der ähnlichen Bildung des Amphibieneies mit dem Dotterpfropf verglichen werden.

Die Ausbreitung der Keimhaut über den Dotter scheint in verschiedenen Bezirken ihres Umfanges mit etwas verschiedener Intensität vor sich zu gehen, am vorderen Rand rascher als am hinteren. Der hintere Rand nämlich steht in engster Beziehung zur Embryonalanlage

welche an ihm zuerst, wie Rauber sich ausgedrückt hat, als eine Art von Vorstoß erscheint, an ihm mit dem früher beschriebenen Knopf endet und sogar noch etwas weiter nach hinten vorspringt (Fig. 381 u. 382). Das Längenwachstum der Embryonalanlage geht in der Weise vor sich, daß an den zuerst gebildeten Abschnitt, welcher der Hirnplatte des Kopfes entspricht (Fig. 382), sich successive die nachfolgenden Teile anschließen, und daß hierbei der jüngste und am wenigsten differenzierte Teil immer seinen Zusammenhang mit dem Randwulst beibehält und an ihm als Knopf oder Randknospe vorspringt (Fig. 390—392). Wie bei den Selachiern ist auch bei den

Fig. 389.

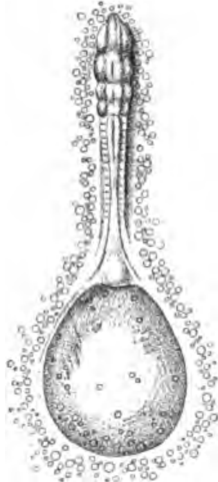


Fig. 390.

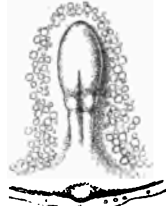


Fig. 391.

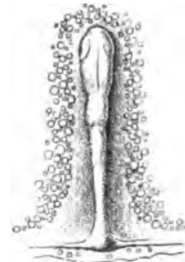


Fig. 392.

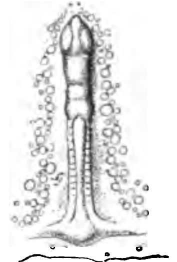


Fig. 389. Forellenkeim auf dem Stadium IX, nach Kopsch (1898, Fig. 9).

Fig. 390. Oberflächenbild vom Stadium VI des Forellenkeimes, nach Kopsch (l. c. Fig. 6).

Fig. 391. Oberflächenbild vom Stadium VII des Forellenkeimes, nach Kopsch (l. c. Fig. 7).

Fig. 392. Oberflächenbild vom Stadium VIII des Forellenkeimes, nach Kopsch (l. c. Fig. 8).

Teleostiern die Embryonalanlage eine randständige. In demselben Maße, als der hintere Randwulst bei der Ausbreitung des Blastoderms nach dem vegetativen Pole zu vorrückt, hat die Embryonalanlage sich nun ein Stück in ihrer Länge vergrößert und ist der Abstand zwischen dem zuerst angelegten, queren Hirnwulst und dem

Fig. 393.



Fig. 394.



Fig. 393. Hechtei mit Embryonalanlage, nach Jablonowski (L. K. III [6], Fig. 2).

Fig. 394. Etwas weiter entwickeltes Hechtei als Fig. 393, nach Jablonowski (Fig. 3).

Knopf ein größerer geworden. Dies Verhältnis dauert so lange, bis der Dotter ganz umwachsen und der oben beschriebene Blastoporus entstanden ist.

Zum Vergleich mit dem großen Forellen- und Lachsei sind aus der Untersuchung von JABLONOWSKI 2 Stadien des etwas kleineren Hechteies in Abbildungen reproduziert (Fig. 393 u. 394). Sie entsprechen etwa den Stadien IV und VI der Forelle (Fig. 384 u. 390). Im Verhältnis zum Ausbildungsgrad der Embryonalanlage ist beim Hecht schon ein viel größerer Teil der Dotterkugel als bei der Forelle umwachsen.

Hand in Hand mit dem Längenwachstum der Embryonalanlage werden bei Flächenbetrachtung einzelne Organe in ihr immer schärfer ausgeprägt. In der Verlängerung des zuerst entstandenen vorderen Hirnwulstes (Fig. 384) wird ein dunklerer Zellenstreifen (Fig. 390 und 391) unterscheidbar, der bis zum Knopf heranreicht. Dann lassen sich zu seinen beiden Seiten die an Zahl allmählich zunehmenden Ursegmente erkennen (Fig. 392). Im vordersten Teil der Embryonalanlage aber sondern sich einzelne Hirnteile schärfer ab (Fig. 390—392).

Die so auffälligen Beziehungen der Embryonalanlage zum Randwulst hat HIS (A. L. II 1874, L. K. III [6], 1876, L. K. III [5], 1877 u. 1894) durch seine vielbesprochene Konkrescenztheorie erklären wollen. Nach seiner Ansicht, welche er aus dem Verlauf der Entwickelung und durch Messungen zu begründen versucht hat, ist „das Material zur Rumpfanlage im Randwulst aufgespeichert und es gelangt dadurch an seinen Ort, daß jeweilen die dem hinteren Ende des bereits abgegliederten Embryos zunächst liegenden Strecken an diesen sich heranschieben und ihn nach rückwärts verlängern.“ „Figur 395 veranschaulicht schematisch den Hergang, und die Pfeile bezeichnen dabei die Reihenfolge der in der Richtung von hinten nach vorn aufeinander folgennde gleichwertigen Teile.“ „Es ist sonach die Uranlage des Körpers ein platter Ring, dessen Breite und Dicke an einer Stelle, dem zukünftigen Kopfende, ein Maximum, am gegenüberliegenden, dem Schwanzende, ein Minimum besitzt. Successiv legen sich die zwei

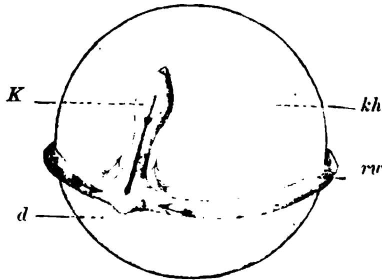


Fig. 395. Ei eines Salmoniden. Umwachsung des Dotters durch den Randwulst, nach HIS. *d* Dotter. *K* Kopf. *kh* Keimhaut. *rw* Randwulst.

Seitenhälften des Ringes aneinander und vereinigen sich als symmetrische Körperhälften. Dabei bedürfen das Kopfende und das äußerste Schwanzende keiner Verwachsung, weil ihre Seitenhälften von Anfang an verbunden sind.“ Zur Erläuterung der Konkrescenztheorie von HIS kann auch das von KOPSCH entworfene Schema (Fig. 396) dienen.

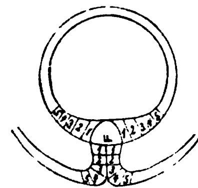


Fig. 396. Schema zur Erklärung der Konkrescenztheorie von HIS. *u* vorderstes Kopfende. *1, 2, 3, 4, 5* u. s. w. symmetrische Teile des Randringes, welche sich bei der Bildung des Embryos in der Mittellinie zusammenlegen, nach KOPSCH (1896, Fig. 1).

Schon vor HIS hat LEREBOULLET dem Randwulst, den er auch „bourrelet embryogène“ nennt, eine wichtige Rolle bei der Bildung des Embryos zugewiesen und hieraus in zutreffender Weise eigentümliche Mißbildungen des Hechtes zu erklären gesucht, auf welche im 4. Kapitel noch besonders eingegangen werden wird.

Die Konkrescenztheorie von HIS hat überzeugte Anhänger gefunden, ist aber noch mehr auf heftigen Widerspruch gestoßen. Ich selbst halte ihren Grundgedanken, daß ein Verwachsungsprozeß bei der Entwickelung der Achsenorgane des Wirbeltierkörpers stattfindet, für richtig, dagegen nicht zutreffend die Darstellung des Vorganges im einzelnen, welche bei HIS eine zu schematische ist. Es wird in der Konkrescenztheorie nicht berücksichtigt, daß der Randwulst der Keimhaut in seinen einzelnen Abschnitten und auf verschiedenen Stadien ein veränderliches Gebilde ist und daß daher die Annahme eine falsche ist, als ob in dem Randwulst das Material für linke und rechte Körperteile enthalten sei, welches nur nach der Medianebene zusammengeschoben und, wie HIS sich ausdrückt, in einer „Aufreihungsperiode“ von vorn nach hinten untereinander zur Verwachsung gebracht würde. Eine Analyse des Keimscheibenrandes aber scheint mir zu folgenden Vorstellungen zu führen.

Wie bei den Selachiern, kann man am Keimscheibenrand der Teleostier zwei Bezirke unterscheiden (Fig. 399): erstens einen Bezirk, an welchem die Urmundbildung eingetreten ist, und zweitens einen Bezirk, welcher noch den ursprünglichen Charakter der Randzone des Amphibieneies besitzt. Ich habe den einen als Urmundrand (*ur*[1], *ur*[2]), den anderen als Umwachsungsrand (*uw*) bezeichnet und in den 4

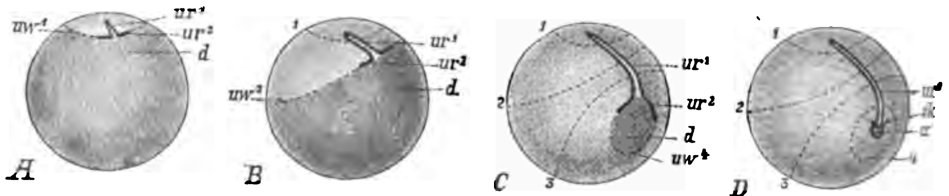


Fig. 397. Schemata, um die Bildung eines Lachsembryos durch Zusammenrücken und Verwachsen der Urmundränder und um das Verhältniss des Urmundrandes (*ur*) zum Umwachsungsrand (*uw*) zu zeigen. *uw* Umwachsungsrand. Durch die Zahlen *1—4* werden die einzelnen Stadien seines Vorrückens bezeichnet. *d* Dotter. *ur*[1] Urmundrand, der sich in der Urmundnaht zusammengelegt hat. *ur*[2] Urmundrand, der mit der Peripherie der Keimscheibe zusammenfällt. *a* After. *sk* Schwanzknospe.

Schemata der Fig. 397 durch schwarze und punktierte Linien unterschieden. Vom Urmundrand, an welchem eine Einstülpung von Zellenmaterial und Bildung von innerem und mittlerem Keimblatt stattfindet (Fig. 399 *dl*), unterscheidet sich der Umwachsungsrand (*uw*) durch das Fehlen derartiger Prozesse. Die Veränderungen, die sich an ihm vollziehen, bestehen vorwiegend darin, daß sich der zellige Rand durch Vermehrung seiner Elemente über einen immer größeren Abschnitt der Dottermasse ausbreitet und ihn mit äußerem Keimblatt überzieht (Fig. 399 *uw*).

Ein Vergleich zwischen Fisch- und Amphibieneiern wird meine Auffassung noch klarer machen. Auf dem nebenstehenden Durchschnitt durch eine Tritongastrula (Fig. 398) entspricht die kürzlich

gebildete vordere Urmundlippe (*dl*) dem Urmundrand der Keimscheibe eines Selachiers (Fig. 357) und Teleostiers (Fig. 399 *dl*), die bei Triton noch frei zu Tage liegende Masse der Dotterzellen (das Dotterfeld) entspricht dem noch nicht von den Keimblättern umwachsenen Nahrungsdotter des Fischeies; die mit einem Stern (Fig. 398 *) bezeichnete Stelle endlich, an welcher bei den Amphibien die ehemalige animale Hälfte der Keimblase in

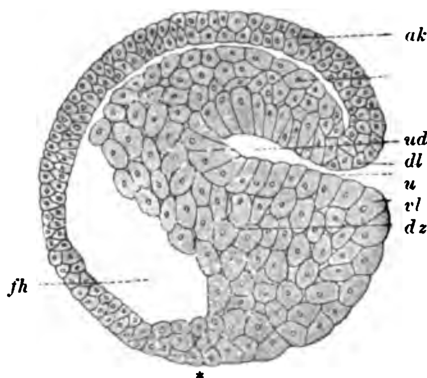


Fig. 398. Längsdurchschnitt durch eine Keimblase von Triton mit beginnender Gastrulaeinstülpung. *ak, ik* äußeres, inneres Keimblatt. *fh* Keimblasenhöhle. *ud* Urdarm. *u* Urmund. *dz* Dotterzellen. *dl, vl* dorsale, ventrale Lippe des Urmundes. * Randzone.

den Haufen der Dotterzellen übergeht, oder die Randzone GOETTE's, ist dem Umwachsungsrand der meroblastischen Eier zu vergleichen (Fig. 399 *uw*). Wie bei den Amphibien sich die erst kleine Urmundrinne allmählich an beiden Enden ausdehnt und erst spät zu einem Ring schließt (Fig. 290), so geht ein ähnlicher Prozeß bei den Fischeiern vor sich, ist aber über einen viel längeren Zeitraum wegen des relativ größeren Gehaltes an Nahrungsdotter ausgedehnt.

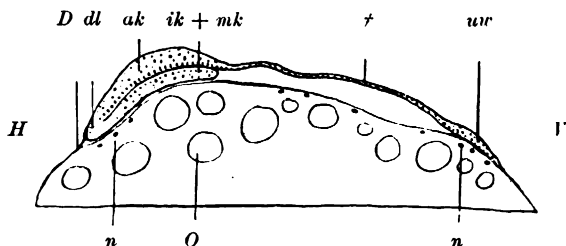


Fig. 399. Längsschnitt durch die Keimhaut eines Salmonideneies einige Tage nach Beginn der Umwachsung. *H* hinterer, *V* vorderer Rand. *ak* äußeres, *ik* + *mk* inneres und mittleres Keimblatt. *n* Kerne des Syncytiums. *O* Oeltropfen. *dl* Urmundlippe. *uw* Umwachsungsrand. *D* Deckschicht.

Somit kann ich weder der ursprünglichen Darstellung von HAECKEL in Hinsicht auf die Entstehung seiner Discogastrula noch der Lehre von HANS VIRCHOW beistimmen, wenn er angiebt, daß bei der Forelle die Urmundbildung, bald nachdem sie am hinteren Rand der Keimscheibe begonnen habe, auch am vorderen Rande eintrete. Zwar ist es richtig, daß sich schon bei relativ kleinen und jungen Keimscheiben eine geringfügige Einbiegung des Scheibenrandes auch vorn bemerkbar macht. Dieselbe ist aber nicht nur sehr unbedeutend, sondern läßt sich den Vorgängen, die sich am hinteren Rande abspielen, nicht vergleichen. Dies lehren ganz offenbar Sagittalschnitte durch Keimhäute, welche über die Zeit, wo schon am vorderen Rand die Urmundbildung nach VIRCHOW eingetreten sein soll, weiter hinaus entwickelt sind. An einem in Fig. 399 abgebildeten Sagittalschnitt durch einen Forellenkeim ist der Unterschied zwischen hinterem (*vl*) und vorderem (*uw*) Rand, zwischen hinterem und vorderem Bezirk der Keimhaut sehr deutlich ausgeprägt. Am hinteren Rand ist ein wirklicher Umschlag vorhanden, an welchem das äußere Keimblatt in ein von ihm deutlich gesondertes und gut entwickeltes

unteres Blatt (*ik* + *mk*) umbiegt. Der vordere Rand (*uw*) ist zwar etwas verdickt, aber es fehlt zwischen äußerem Keimblatt und Dotter ein zweites Blatt. Hätte eine Einstülpung, wie H. Virchow meint, am vorderen Rand schon auf jüngeren Stadien begonnen, meinetwegen zur Zeit, als er erst bis zu der durch ein Kreuz (+) bezeichneten Stelle reichte, so müßte sich auf dem älteren Stadium, wenn sich die Keimhaut noch weiter ausgedehnt hat, auf der Strecke zwischen Kreuz und dem weiter gewachsenen Rand das durch Umschlag gebildete Blatt finden. Wie aber ein solches an unserem Präparat fehlt, so fehlt es auch an noch älteren Keimen an der Stelle, wo jetzt in Fig. 399 der etwas verdickte vordere Rand liegt. Folglich hat sich auch jetzt noch nicht durch Umschlag ein zweites Keimblatt gebildet. Es wird also die Dotterkugel vom vorderen Keimhautrand aus nur mit äußerem Keimblatt überzogen. Erst wenn die Umwachsung ziemlich vollendet und der ursprünglich vordere Rand der Keimhaut nahe an das hintere Ende des mittlerweile schon weit entwickelten embryonalen Körpers gelangt ist, ändert sich seine Beschaffenheit (Fig. 400 E^1), er erfährt eine beträchtliche Ver-

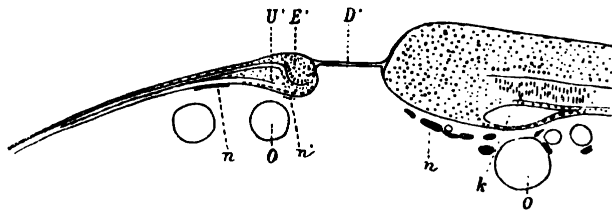


Fig. 400. Schnitt durch das hintere Ende eines Salmonideneies am Ende der Umwachsung des Dotters, nach Virchow (L. K. III⁶ 1894, Fig .5). E^1 verdickter Rand der hinteren Urmundlippe. U^1 unteres und mittleres Keimblatt. *D* Deckschicht über dem Dotterloch. *n* Kerne des Syncytiums. *K* Kupffer'sche Blase. *O* Oeltropfen.

dickung; es bildet sich durch Umschlag ein weiteres und zwar das mittlere Keimblatt, welches sich eine Strecke weit nach hinten vom Embryo auf dem Dotter ausbreitet; mit einem Wort, es ist erst jetzt ein hinterer Urmundrand entstanden, wie bei den Amphibien, wenn sich die hufeisenförmige Urmundrinne zum ringförmigen Blastoporus schließt. Man vergleiche in dieser Beziehung Fig. 290 mit Fig. 400.

Eine Ansicht, nach welcher die Lehre von der Verwachsung der Urmundränder halb angenommen, halb abgelehnt wird, haben einige Forscher ausgesprochen, wie z. B. Kopsch (L. K. IV 1896, p. 121). Bei den Knochenfischen, meint er, werde die Kopfgegend durch Verschmelzung des linken mit dem rechten Urmundrand gebildet, und auch der früh sich bildende Knopf entstehe durch Vereinigung einer linken und rechten Anlage des Urmundrandes. Nachdem aber einmal der Knopf angelegt sei, stelle er ein selbständiges Wachstumscentrum der Embryonalanlage dar, welches das Zellenmaterial für das Längenwachstum des Körpers liefere. Bei dieser Fassung finde ich nur die Vorstellung nicht richtig, daß der einmal angelegte Knopf auf den jüngeren und späteren Stadien der Entwickelung immer ein und dasselbe Gebilde sei, vielmehr ist er nach meiner Auffassung aller einschlagenden Verhältnisse ein transitorisches Gebilde, nämlich die sich als Verdickung markierende Verwachsungsstelle, die sich einerseits nach vorn in die Achsenorgane des Embryos differenziert und ihr Längenwachstum vermittelt, andererseits aber von hinten

her sich immer wieder ergänzt durch Vereinigung des weiter rückwärts gelegenen Teiles der Urmundränder, bis schließlich der hinterste Rest des Urmundes in die Afteranlage übergeht. Von dieser Interpretation weicht übrigens die Ansicht von Kopsch im Grunde genommen nicht viel ab. Denn auch er läßt den hinteren Körperabschnitt vom Knopf aus gebildet werden „unter Zuhilfenahme von Randring- bezw. Urmundmaterial“. Kopsch setzt also an Stelle der klaren Fassung, gegen welche er polemisiert, nur den unbestimmten und dehnbaren Begriff der „Zuhilfenahme von Randring- bezw. Urmundmaterial“ und schafft einen künstlichen Gegensatz zwischen dem Entwickelungsmodus der vorderen und der hinteren Körperhälfte.

Die erste Anlage von Rückenmark, Chorda und mittlerem Keimblatt.

In der Entwickelung des Centralnervensystems zeigen die Teleostier vielfache Uebereinstimmung mit den Cyclostomen. Bei der Betrachtung von der Fläche erscheint das äußere Keimblatt längs eines medianen Streifens verdickt (Achsenplatte) und von einer seichten Rinne halbiert (Fig. 390 u. 394); aber es kommt nicht zur Erhebung zweier Medullarwülste, wodurch sich bald bei den meisten Wirbeltieren die Anlage des Centralnervensystems gegen das Hornblatt

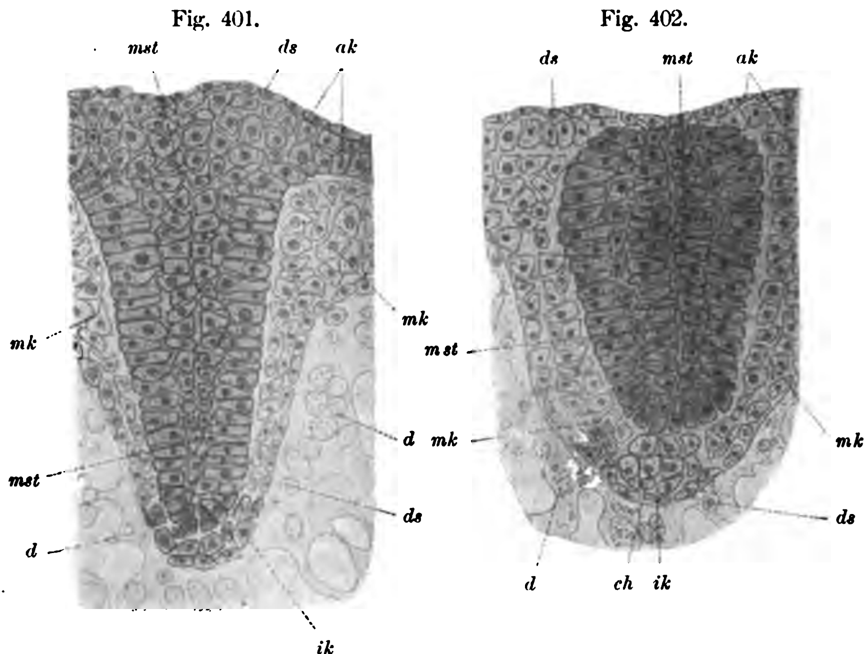


Fig. 401. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von Syngnathus mit erster Anlage des Medullarstranges. Nach Calberla (Taf. XII, Fig. 2). *ds* Deckschicht des Ektoderms. *ak* das ganze Ektoderm. *mst* Medullarstrang. *ik* Entoderm. *mk* Mesoderm. *ds* Zellen des Dottersyncytiums. *d* Dotter.

Fig. 402. Querschnitt aus der Mitte einer Embryonalanlage von Syngnathus acc., dessen primitive Gehirnabteilungen völlig ausgebildet sind und dessen Medullarstrang sich abgeschnürt hat. Nach Calberla (Taf. XII, Fig. 4). *ch* Chorda. Andere Bezeichnungen wie in Fig. 401.

schärfer abgrenzt. Dagegen findet eine Einstülpung des Zellmaterials, welches das Nervenrohr liefert, in entgegengesetzter Richtung nach dem unteren Keimblatt zu statt (Fig. 401 u. 402) und erzeugt unter der am Rücken sichtbaren Rinne einen nach unten vorspringenden medianen Kiel, welcher bei seiner ersten Anlage einer Höhlung entbehrt. Anstatt eines Medullarrohres entsteht bei den Knochenfischen ein Medullarstrang.

Hierin ist indessen, wie auch schon bei den Cyclostomen hervorgehoben wurde, kein prinzipiell neuer Vorgang, sondern nur eine Modifikation der gewöhnlichen Entwickelungsweise des Centralnervensystems zu erblicken, was zuerst von Goette (1878) klar hervorgehoben wurde. Goette läßt die Achsenplatte nach unten gewissermaßen eine geschlossene Falte schlagen und findet eine Andeutung hierfür noch in der vergänglichen, oberflächlichen Furche. Er bemerkt hierzu: „Indem der anfangs unkenntliche Faltenraum in dem sich von dem übrigen Keimblatt oder der Oberhaut abschnürenden Kiel in Gestalt einer Spalte erscheint und so diese solide Anlage des Centralnervensystems in eine röhrenförmige verwandelt, ergiebt sich deren Uebereinstimmung mit derjenigen der übrigen Vertebraten: Die offene Medullarfurche der letzteren ist bei den Teleostiern in eine geschlossene Falte verwandelt, deren Blätter erst nach der Abschnürung von der Oberhaut auseinandertreten“ (L. K. III [6], 1878, p. 146).

Von der Bildung des Medullarstranges bleibt die oberflächlichste Zellanlage des äußeren Keimblattes ausgeschlossen. Sie hat sich in eine Deckschicht (*ds*) von ganz platten, schüppchenartigen Elémenten umgewandelt, welche später zu Grunde gehen. Und wie sie vom Beginn der Gastrulation an sich am Rand der Keimscheibe über die Einstülpungsrinne zum Dotter herüberspannt, ohne selbst miteingestülpt zu werden (vergl. p. 800), so wächst sie auch in die innere Zellenmasse des Kieles nicht mit hinein. Die Angaben von Calberla (L. K. III [3], 1877), nach welchen ein solches Einwachsen bei Petromyzon und besonders bei Syngnathus sich sollte nachweisen lassen, beruhen nach allen späteren auf diesen Gegenstand gerichteten Untersuchungen von Goette, Goronowitsch, Henneguy, Wilson, Jablonowski auf einem Irrtum. (Vergleiche p. 727.)

Geringe Abweichungen von dem eben dargestellten Verlauf bietet die Entwickelung des Centralnervensystems vom Hecht dar, wie Goronowitsch (L. K. III [6], 1885) und Jablonowski (L. K. III [6], 1899) in gleicher Weise gefunden haben. Die Abweichung, welche bei ausgedehnteren Untersuchungen vielleicht auch noch einige andere Fischarten zeigen werden, ist besonders deswegen von Interesse, weil durch sie eine Art Uebergang zu der gewöhnlichen Bildung des Nervenrohres bei Amphibien, Reptilien etc. vermittelt wird. Wie bei diesen beobachtet man beim Hechtei anfangs eine plattenförmige Medullaranlage, welche verhältnismäßig lange horizontal ausgebreitet bleibt und sich gegen das übrige Hornblatt schärfer als bei Lachs und Forelle abgrenzt. Ihre Umbildung zum Medullarstrang gestaltet sich etwas verschieden, je nach den Regionen des Leibes.

Vorn im Bereich der Mittel- und Vorderhirnregion erhält man Bilder, welche sich als eine echte Faltenbildung deuten lassen (Fig. 403). Die seitlichen Abschnitte der Medullarplatte richten sich über die Oberfläche empor und beginnen sich dabei in der Median-

ebene zusammenzulegen. Zugleich wird die Mitte der Platte nach unten als ein nur mäßig entwickelter Kiel vorgedrängt; von außen aber schneidet eine zwar schmale, aber tiefe Furche etwa bis zur Hälfte



Fig. 403. Querschnitt durch die Mittelhirnregion eines Hechtembryos. Nach JABLONOWSKI (L. K. III [6], 1899 Fig. 23).

in ihn ein. Die mediane Spalte wird von der Deckschicht überbrückt, welche, wie bei der Forelle, bei der Entwickelung des Centralnervensystems unbeteiligt bleibt. Solche Befunde lehren, daß man es im Bereich des Hirns beim Hecht mit einem echten Faltungsprozeß zu thun hat, welcher einen Uebergang zwischen der röhrenförmigen und der strangförmigen Bildungsweise des Rückenmarks vermittelt.

Bei älteren Embryonen schwindet der Hohlraum mehr und mehr (Fig. 404). Der Kiel tritt schärfer nach unten hervor und gewinnt die Gestalt eines fast gleichseitigen Dreiecks. Auf seiner Oberfläche findet sich unter der Deckschicht noch ein deutlicher Rest der Medullarrinne und setzt sich nach abwärts in der Medianlinie in einen sehr schmalen, hellen Streifen fort, welcher die obere Hälfte des Kieles durchsetzt und von spindligen, plattgedrückten, dorsoventral gerichteten Zellen begrenzt wird. JABLONOWSKI erblickt in dem hellen Streifen die letzte Spur des bei jüngeren Embryonen deutlich wahrnehmbaren Spaltes. Noch später, wenn die Abtrennung vom Hornblatt erfolgt, ist dann auch beim Hecht der Teil des Medullarstrangs, der den Hirnblasen zur Grundlage dient, vorübergehend eine solide Bildung, wie bei den übrigen Teleostiern; doch schließt sich bald an das Stadium des soliden Stranges die Aushöhlung der einzelnen Hirnblasen durch Auseinanderweichen der seitlichen Wandungen an.

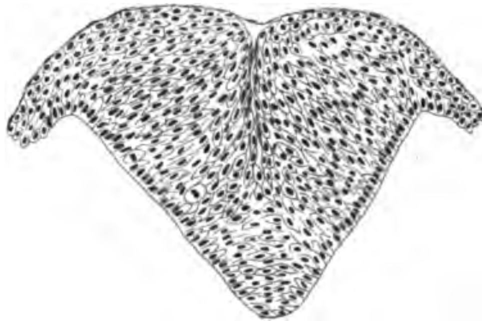


Fig. 404. Querschnitt durch den Medullarstrang eines Hechtembryos mit 5 Paar Ursegmenten. Nach JABLONOWSKI (1899, Textfig. 5).

Nach hinten tritt immer mehr eine Uebereinstimmung in der Entwickelung des Centralnervensystems beim Hecht und bei den Salmoniden ein. Es bildet sich von Anfang an ein geschlossener Kiel, der sich zu einem soliden Medullarstrang abschnürt und erst später eine Höhlung erhält.

Infolge der eigentümlichen Kielbildung werden bei den Knochen-

fischen die angrenzenden Zellschichten, Chorda, mittleres und unteres Keimblatt, nach dem Dotter zu weit hervorgedrängt (Fig. 401—404), so daß hier abermals der Medianebene entlang eine von vorn nach hinten ventralwärts vorspringende Leiste entsteht, im Gegensatz zu den Amphibien, Vögeln und Säugetieren, wo die Entstehung des Nervenrohres eine Hervorwölbung des Hornblattes dorsalwärts bedingt. In besonders hohem Grade scheint die Kielbildung nach den Abbildungen von Calberla (Fig. 401, 402) bei Syngnathus ausgeprägt zu sein.

Die Entstehung des mittleren Keimblattes, des sekundären Darmdrüsenblattes und der Chorda ist bei den Knochenfischen viel schwieriger zu verfolgen als bei den Selachiern und den anderen bisher besprochenen Wirbeltieren. Es hängt dies damit zusammen, daß alle Keimschichten außerordentlich dicht aufeinander gepreßt sind und keine trennenden Spalten, wie bei den Selachiern, hervortreten lassen. Das innere Blatt, welches, durch Umschlag am hinteren Rande entstanden, mehrere Lagen von Zellen dick ist, enthält das Anlagematerial sowohl für den Mesoblast als für das sekundäre Darmdrüsenblatt, und wird daher in der Litteratur gewöhnlich als primäres Entoderm bezeichnet. Bald nach seiner Entstehung grenzt sich die unterste Lage von Zellen, welche dem Dottersyncytium aufliegt, immer deutlicher als ein besonderes Keimblatt, als „sekundäres Entoderm“, ab. Bilder, welche ein Einwachsen des Mesoblasts von der Urmundlippe aus lehren, wie sie bei den Selachiern erhalten werden, sind von keinem Teleostier beschrieben worden. Es wird daher gewöhnlich in der Litteratur die Sonderung des primären Entoderms in Mesoderm und Darmdrüsenblatt als eine Delamination bezeichnet, wofür ja auch die Befunde auf den ersten Blick am meisten sprechen: „The conclusion is forced upon us“, bemerkt Wilson (A. L. III[4], 1891, p. 229), „that in certain vertebrates evagination has been replaced by delamination in the formation of the mesoderm“.

Dagegen fehlt es auch nicht an Forschern, welche die Befunde in Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei den übrigen Wirbeltieren zu deuten suchen. So erklärt Goronowitsch: „Die Mesodermplatten sind als zwei seitlich von der Medianlinie enstandene solide Auswüchse des Entoderms zu betrachten, die sich allmählich vom Endoderm abgrenzen.“ Auch Henneguy glaubt eine Uebereinstimmung mit Amphioxus wohl erkennen zu können (A. L. III[4], 1888, p. 555): „La formation simultanée de trois replis endodermiques, chez l'amphioxus, dont le médian devient la corde dorsale et les deux latéraux sont l'origine du mésoderme, prouve que, chez les Téléostéens, le développement de ces parties suit une marche identique; mais chez ces animaux ce sont des masses cellulaires pleines qui se séparent de l'endoderme, tandis que chez l'amphioxus. le mésoderme et la corde dorsale sont des évaginations creuses du feuillet interne.“

Auch weisen folgende wichtige Befunde auf eine bedeutungsvolle Uebereinstimmung hin: Die Anlage der Chorda erscheint zuerst als ein medianer Streifen von Zellen unter der ersten Anlage vom Medullarstrang und ist nach beiden Seiten vom Mesoderm und Darmdrüsenblatt, wenn diese sich lateralwärts voneinander zu sondern beginnen, nicht abgegrenzt. Dann wird von Goronowitsch (L. K. III[6], 1885) ein Stadium (Fig. 405) abgebildet, wo die Chorda sich von dorsal her

mit Spalten gegen die linke und rechte Mesodermhälfte absetzt; es würde dies etwa beim Amphioxus etc. dem Vorgang entsprechen, wenn sich die Chordaplatte zur Rinne zusammenfaltet (Fig. 254). Auch bildet GORONOWITSCH auf einer Seite seines Schnittes noch einen Zusammenhang zwischen Darmdrüsenblatt und Mesoderm lateral von der sich jetzt schärfer abgrenzenden Chorda ab. Ein derartiges Bild würde etwa entsprechen den in Fig. 311 A u. 320 dargestellten Befunden von Amphibieneiern.

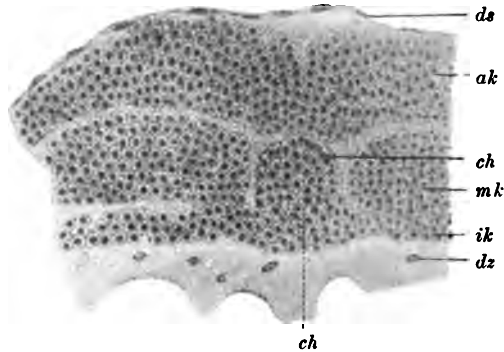


Fig. 405. Querschnitt durch Stadium III (KOPSCH) eines Embryos von Salmo salar, aus dem hinteren Drittel. Nach GORONOWITSCH (1885, Taf. XX, Fig. 18). *ak, mk, ik* äußeres, mittleres, inneres Keimblatt. *ch* Chorda. *dz* Dotterkerne. *ds* Deckschicht.

Einen genau entsprechenden Befund beschreibt und bildet SUMNER von Noturus ab (L. K. III [6], 1900, p. 60): „The relation of the gut epithelium to the notochord is also an interesting problem. For some time after the chorda has separated from the neural axis above and the mesoblastic plates on each side, there persists a continuity between it and the gut-hypoblast.“ Ebenso bildet SUMNER zu beiden Seiten der Chorda, besonders linker Hand (Fig. 406), einen Zusammenhang zwischen Darmdrüsenblatt und der unteren medianen Kante der Mesoblastplatte ab mit der Bemerkung: „The relations of gut-hypoblast to mesoblast and chorda are suggestive.“

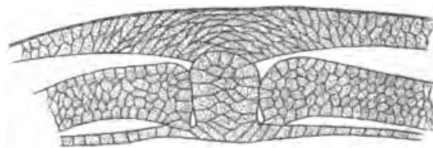


Fig. 406. Querschnitt durch die hintere Hälfte eines Embryos von Noturus, etwas vor der KUPFFER'schen Blase. Nach SUMNER (1900, Fig. 20).

Drittens endlich finden sich auch bei den Teleostiern Stadien, die als Einschaltung der Chorda in das Darmdrüsenblatt und nachfolgende Ausschaltung bezeichnet werden müssen. So behauptet WILSON (A. L. III [4], 1891), daß bei Serranus die Chordazellen (Fig. 407, *ch*) zuerst an der Decke des Urdarms entlang der dorsalen Medianlinie liegen, wie bei Amphioxus und den Amphibien, und er hält es nicht minder für sichergestellt, daß etwas später das Darmdrüsenblatt, das

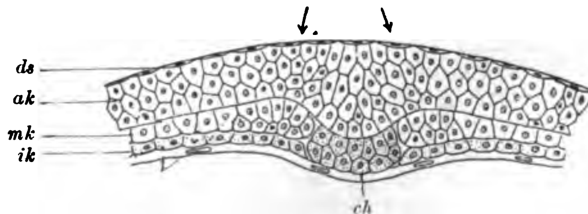


Fig. 407. Querschnitt durch das hintere Ende der Embryonalanlage von Serranus, 30 Stunden entwickelt. Nach WILSON (A. L. III [6], 1891, Taf. XCV, Fig. 54).

in der Mittellinie fehlt (Fig. 408), mit freiem Rand von links und rechts her unter die Chorda wächst und sie so sekundär vom Darmraum ausschaltet (Fig. 409). „The exact state of affairs in the earlier stage", fügt Wilson hinzu, „was likewise often difficult to determine, but the best sections were such as I have drawn. After a careful study I feel safe in saying that the lateral sheets of entoderm grow under the chorda cells and meet in the middle line, thus completing the layer. Agassiz and Whitman state the same for Ctenolabrus."

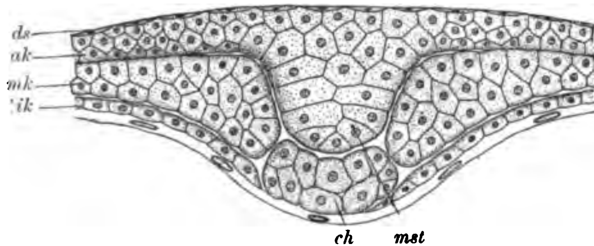


Fig. 408. Querschnitt durch einen 25 Stunden entwickelten Embryo von Serranus. Nach Wilson (l. c. Taf. XCV, Fig. 56).

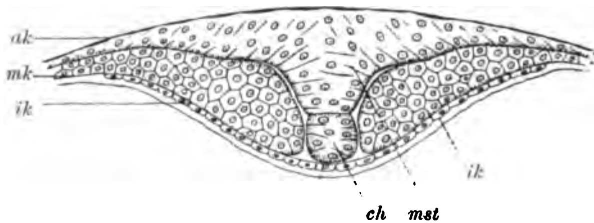


Fig. 409. Querschnitt durch einen 29 Stunden entwickelten Embryo von Serranus. Nach Wilson (l. c. Taf. XCV, Fig. 61). Bezeichnungen für Fig. 407—409. *ak, ik, mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *ds* Deckschicht. *ch* Chorda. *mst* Medullarstrang.

Ein für die Teleostier charakteristisches, viel besprochenes Gebilde ist die Kupffersche Blase (*k*), auf deren Entstehung und Bedeutung hier noch besonders einzugehen ist. Sie tritt bei allen Arten in der kleinzelligen, undifferenzierten Masse des Endknopfes auf, in welchen die Embryonalanlage an dem vorderen Rand des Blastoporus übergeht, und ist am deutlichsten zur Zeit, wo sonst der Blastoporus schon zu einem recht kleinen Loch geworden ist (Fig. 400). Bei Forellenembryonen mit 3 Ursegmenten (Sobotta) ist sie schon gut erkennbar, läßt sich aber nach Henneguy, Gregory und Kopsch (L. K. III [6], 1900, p. 501) noch etwas früher nachweisen, nämlich bevor die Gliederung in Ursegmente begonnen hat. Bei verschiedenen Arten erreicht sie eine verschieden große Ausdehnung, wird am mächtigsten nach der Umwachsung des Dotters zur Zeit des Blastoporusschlusses, ganz besonders bei Trutta iridea (Sobotta, L. K. III [6], 1898, p. 117) und bildet sich hierauf allmählich zurück. Bei Forellenembryonen von 40 Urwirbeln z. B. ist ihre Rückbildung schon ziemlich weit vorgeschritten.

Der Hohlraum entsteht, indem die Zellen vor dem Endknopf auseinander weichen (Fig. 410 *k*). Seine dorsale Wand wird von dem verdickten, hintersten Ende der Chorda (*ch*) begrenzt, welche sich hier nach rückwärts in dem Keimgewebe des Endknopfes (*e*) oder der Schwanzknospe späterer Stadien verliert. Nach hinten wird daher auch die Kupffer'sche Blase von undifferenziertem Gewebe begrenzt, in welchem sich ebenso wie die Chorda auch der darüber gelegene Medullarstrang (*mst*) nach rückwärts verliert. Auf Grund dieser Be-

ziehungen haben SOBOTTA, GREGORY u. a. den dorsal und nach hinten von der Blase gelegenen Zellstrang, in welchem sich Chorda und Medullarstrang verlieren, dem Canalis neurentericus der übrigen Wirbeltiere verglichen und haben ihn, da er bei den Teleostiern, ebenso wie die dorsale Anlage des Centralnervensystems, einer Höhlung entbehrt, als neurenterischen Strang bezeichnet. Fig. 410 *mst* zeigt ihn im Median-, Fig. 411 im Querschnitt. Die untere Wand der Blase wird bei der Forelle etc. gleichfalls von Zellen (Fig. 410

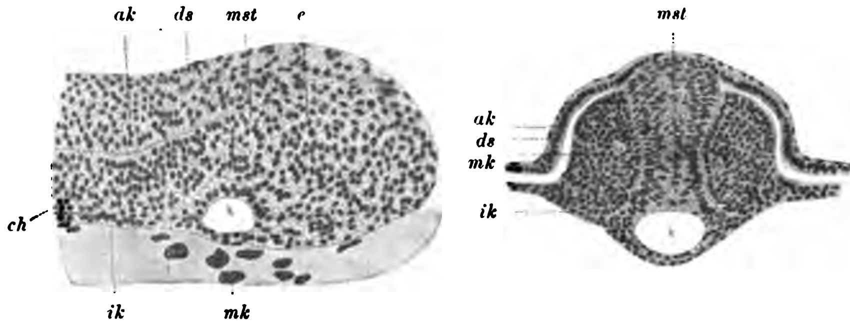


Fig. 410. Medianschnitt durch einen 13 Tage alten Forellenembryo mit 4 Ursegmenten. Nach GREGORY (L. K. III , 1899, Taf. LX, Fig. 6). Bezeichnungen wie in Fig. 411. Außerdem: *e* Endknopf. *mr* Merocyten. *ch* Chorda.

Fig. 411. Querschnitt durch die KUPFFER'sche Blase eines 19 Tage alten Forellenembryos. Nach GREGORY (1899, Taf. LXI, Fig. 11). *ak*, *mk*, *ik* äußeres, mittleres, inneres Keimblatt. *ds* Deckschicht. *mst* neurenterischer Strang. *k* KUPFFER-sche Blase.

u. 411), bei anderen Arten (Fig. 412) indessen von der Dottermasse und dem peripheren Dottersyncytium begrenzt. Dies ist nach den Angaben von SOBOTTA (1898, Fig. 118, 119) bei Coregonuseiern und bei Belone acus der Fall.

Von ihrem Entdecker KUPFFER wurde die Blase der Allantois der Amnioten verglichen und als das Rudiment einer solchen gedeutet. Während der Befund von allen nachfolgenden Beobachtern bestätigt wurde, gingen die Meinungen über ihre Deutung sehr auseinander. Die KUPFFER'sche Ansicht fand nur wenige Anhänger; andere Forscher erblickten in ihr den Urdarm der Teleostier, so in den letzten Jahren SOBOTTA und GREGORY; BALFOUR (A.

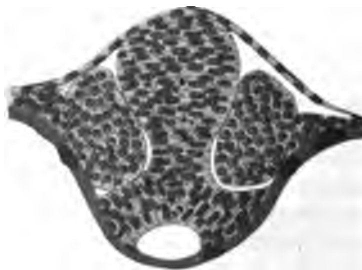


Fig. 412. Querschnitt durch die KUPFFER'sche Blase eines Embryos von Belone acus mit ca. 30 Ursegmentpaaren. Nach SOBOTTA (L. K. III [6], 1898, Fig. 7).

L. II, 1881, p. 67, 68), dem sich die Mehrzahl der Embryologen anschloß, verglich sie dem postanalen Darmabschnitt nebst der Endblase der Selachier.

Wie KOPSCH (L. K. III [6], 1900, p. 501) mit Recht ausgeführt hat, ist die BALFOUR'sche Ansicht die am besten begründete. Ein Unterschied besteht nach KOPSCH (p. 502) nur darin, „daß bei den Knochenfischen

die Kupffer'sche Blase frühzeitig erscheint und verschwindet, während sie bei Selachiern später auftritt und später verschwindet. Das frühzeitige Auftreten bei den Knochenfischen und das spätere bei Selachiern ist bedingt durch die frühe Entstehung der einheitlichen Schwanzknospe der Teleostier und durch die bei den Selachiern erst auf späteren Stadien erfolgende Verschmelzung der beiden Caudallappen zu einer einheitlichen Wachstumszone."

VIII. Die Keimblätter der Reptilien.

Wie es nach ihrer Stellung im System zu erwarten ist, zeigen Reptilien, Vögel und Säugetiere in der Entwickelung ihrer Keimblätter mannigfache Uebereinstimmungen untereinander, dagegen wichtige Unterschiede zu den übrigen bisher besprochenen Wirbeltierklassen. Ihre Gastrulation verläuft weder in der Weise wie bei Cyclostomen, Amphibien und Dipneusten, bei welchen durch Einstülpung der Keimblase eine vom Darmdrüsenblatt ausgekleidete, geräumige Urdarmhöhle gebildet wird, noch auch nach Art der Elasmobranchier und Teleostier, bei denen sich vom Rand der Keimhaut durch Umschlag das innere Keimblatt anlegt. Wir lernen hier einen dritten Hauptmodus in der Entwickelung der Keimblätter bei den Wirbeltieren kennen, und zwar in drei Variationen, durch welche sich die 3 Klassen der Amnioten voneinander unterscheiden. Auch nach der Art ihrer Keimblattbildung lassen sich Reptilien, Vögel und Säugetiere in einer Reihe anordnen, in welcher die ersteren wieder die primitivsten Befunde aufweisen. Daher erleichtert die genaue Kenntnis der Reptilienentwickelung außerordentlich das Verständnis der Keimblattbildung bei Vögeln und Säugetieren und zeigt uns den Weg an, auf welchem die bei diesen stark abgeänderten Verhältnisse zu erklären sind.

Desgleichen läßt sich auch von den Reptilien noch am leichtesten eine Brücke zu den Amphibien und unter diesen am leichtesten zu den Gymnophionen schlagen.

Das Studium der frühesten Entwickelungsprozesse bei Reptilien war lange Zeit vernachlässigt worden. Ein regeres Interese hierfür wurde erst erweckt, als Kupffer und Beneke (L. K. III [7], 1878) an den Keimscheiben von Lacerta und Emys eine Einstülpungsöffnung nachwiesen, welche sie als Urmund (Prostoma), desgleichen einen kleinen Blindssck, den sie als Urdarm deuteten. Hatten sie hiermit eine wichtige Anknüpfung an niedere Wirbeltiere gewonnen, so stießen sie doch auch gleich auf schwieriger zu erklärende Verhältnisse. Denn unter dem Blindsack, dessen Zellauskleidung Kupffer als Entoderm bezeichnete, fand er noch eine besondere Zellenlage auf dem Dotter, die er Paraderm oder Dotterblatt nannte. Die durch Einstülpung entstandene Höhle endlich ließ er zur Anlage der Allantois werden.

Gegen diese Deutung erklärte sich Strahl (L. K. III [7]), der von 1882 an in einer Reihe von Untersuchungen sich mit der Entwickelung von Lacerta beschäftigte und in mehreren Punkten, z. B. auch in betreff des Paraderms, zu einer anderen Auffassung als Kupffer kam, wie er denn auch vom Einstülpungssäckchen hervorhob, daß es nicht die Auskleidung der Darmhöhle, sondern mittleres Keimblatt und Chorda liefere. An Schnittserien verfolgte er genau die Bildung der Chorda und die Umwandlung im Bereich des Canalis neurentericus. Gleichzeitig erschien die sorgfältige Arbeit über Eidechsenentwickelung von Weldon (L. K. III [7],

1883), 8 Jahre später die zwar kurze, aber ihrem Inhalt nach bedeutungsvolle Mitteilung über die Gastrulation der Eidechse von WENKEBACH (L. K. III[7], 1891). In ihr wurde ein Gedanke, den zuerst HUBRECHT (.L K. III[9], 1888 und 1892) für die Säugetierentwickelung ausgesprochen, und auf welchen unabhängig von ihm auch KEIBEL (A. L. III[10], 1894, p. 105—112) gekommen war, des näheren durchgeführt, der Gedanke nämlich, daß man bei der Eidechsenentwickelung zwei zeitlich getrennte Phasen der Gastrulation unterscheiden müsse, eine erste Phase, in welcher das Darmdrüsenblatt oder KUPFFER's Paraderm, und eine zweite Phase, in welcher mittleres Keimblatt und Chorda gebildet werden. Beide gesondert auftretenden, aber bald innig miteinander verwachsenden, durch Einstülpung entstandenen Lagen unterscheidet WENKEBACH (l. c. 1891, p. 75) als cenogenetisches und als palingenetisches Entoderm in Anlehnung an eine gleichzeitig von HUBRECHT vorgeschlagene Nomenklatur.

Durch Ausdehnung der Forschung auf mehrere andere Vertreter des Reptilienstammes erfuhr unsere Kenntnis eine erfreuliche Erweiterung nach mehreren Richtungen. MITSUKURI, MEHNERT, WILL (s. L. K. III[7]), bearbeiteten die Entwickelung der Schildkröten, der erstere an mehreren Arten uud in besonders eingehender und erfolgreicher Weise. Große Förderung erfuhr das Studium der Reptilienentwickelung durch WILL, welcher drei verschiedene Arten vergleichend untersuchte, die Schildkröte, Eidechse und den Gecko (Platydactylus), von denen der letztere manche interessante Modifikationen darbot. Durch seine Untersuchung wurde WILL zu der Auffassung geführt, daß das mittlere Keimblatt sich weniger durch Ausstülpung als vielmehr durch Unterwachsung aus Urdarmfalten anlege.

In jüngster Zeit wurde endlich auch die Entwickelung der Krokodile durch VÖLTZKOW (L. K. III[7], 1901, A. L, III[8], 1893, 1899), die Entwickelung der merkwürdigen und auf wenigen Inseln noch verbreiteten Hatteria durch SCHAUINSLAND (A. L. III[8], 1899), DENDY (A. L. III[8], 1899) und THILENIUS (A. L. III[8], 1899), die Entwickelung der Keimblätter der Schlangen durch WILL (L. K. III[7], 1898, 1899), BALLOWITZ (L. K. III[7], 1901), GERHARDT und O. HERTWIG (L. K. III[7], 1901) in Angriff genommen.

Die im folgenden zusammenzufassenden Ergebnisse lassen sich am zweckmäßigsten in 4 Abschnitte einteilen. Zunächst wird die erste, alsdann die zweite Phase der Gastrulation, drittens die Bildung von Chorda, Nervenrohr und Ursegmenten, viertens die Entstehung von Schwanz und After besprochen werden. Der Darstellung sollen besonders die Verhältnisse bei der Natter und der Eidechse zur Grundlage dienen, weil ich mich durch eigene, mit Herrn GERHARDT vorgenommene Untersuchungen mit ihnen genauer bekannt gemacht habe. Diese haben zu ähnlichen Befunden an Flächenbildern und an Durchschnitten geführt, wie sie in den Abhandlungen von WILL und BALLOWITZ (1901) beschrieben werden. Im Anschluß hieran werden die entsprechenden Befunde beim Gecko, bei Hatteria und den Schildkröten erörtert werden.

a) Erste Phase der Gastrulation.

An dem Zellenmaterial der Keimscheibe, welches aus dem Furchungsprozeß hervorgegangen ist, beginnen sich auf dem Stadium, welches man als Blastula bezeichnen kann, die oberflächlichen Zellen zu einer

Membran dichter zusammen zu schließen; die darunter gelegenen größeren Zellen dagegen liegen lockerer und sind durch ansehnliche Zwischenräume getrennt. Im weiteren Verlauf ordnen sich, besonders bei Schlangen, die lockeren Zellen unter erheblicher Vergrößerung der Zwischenräume zu verzweigten Strängen an, die später noch eine nähere Besprechung finden werden. Infolge dieser eigentümlichen Verhältnisse, wie sie bei anderen Wirbeltierklassen nicht wieder beobachtet werden, läßt sich bei den Schlangen — und wohl überhaupt bei allen Reptilien — die Keimhaut auch nach der Härtung der Eier vom geronnenen Dotter leicht und ohne Verletzung abheben und dann, auf einer schwarzen Glasscheibe ausgebreitet, mit Vorteil untersuchen. Denn es treten jetzt auf dem dunklen Grunde die durchsichtigeren und die weniger durchsichtigen Abschnitte der Keimhaut, sowie die unter der oberflächlichen Zellhaut gelegenen Stränge mit größerer Deutlichkeit hervor.

Ferner ist jetzt bald ein sehr wichtiger, tiefgreifender Unterschied in der Keimblattbildung zwischen den meroblastischen Eiern der Reptilien einerseits und der Elasmobranchier und Teleostier andererseits festzustellen. Während bei diesen die Prozesse, die zur Ausbildung des embryonalen Körpers führen, vom Rande der Keimhaut aus ihren Ursprung nehmen, spielen sie sich bei den Reptilien mehr oder minder annähernd in ihrer Mitte ab. Infolgedessen ist im ersteren Fall das hintere Ende des Embryos bis zur Zeit, wo die Schwanzknospe auftritt, immer mit dem Rande der Keimhaut verbunden; der Embryo entwickelt sich, wie man das Verhältnis kurz ausdrücken kann, randständig, und zwar, wie wir gesehen haben, unter Beteiligung des Zellenmaterials des Randes, welcher zugleich die Urmundlippe darstellt. Im zweiten Fall spielt bei der Entwickelung des Embryos der Rand der Keimhaut gar keine Rolle und besitzt überhaupt, wie später noch genauer auseinandergesetzt werden wird, ganz andere Eigenschaften als bei den Elasmobranchiern und den Teleostiern, bei denen er Urmundrand ist. Der Embryo bildet sich, um das Verhältnis wieder durch ein Schlagwort zu bezeichnen, mittelständig.

Die mittelständige Bildung des Embryos findet sich, was gleich jetzt schon festgestellt sei, wie bei den Reptilien, so auch bei den Vögeln und den Säugetieren; sie ist also überhaupt für alle Amnioten charakteristisch. Auf diesen fundamentalen Unterschied in der Keimblattbildung zwischen den Amnioten und den niederen Wirbeltieren mit meroblastischen Eiern ist die Aufmerksamkeit zuerst durch Balfour in seinem Handbuch der vergleichenden Embryologie (A. L. II 1881, Bd. II, p. 258) gelenkt worden.

Durch kombinierte Untersuchung von Flächenbildern und Durchschnitten ist folgender Thatbestand festzustellen. In der Mitte der vom Dotter abgehobenen Keimhaut ist eine etwas weniger durchsichtige Stelle (Fig. 413—415 *sch*) entstanden, welche bei Untersuchung auf schwarzem Grund weißlich erscheint. Sie ist in Anknüpfung an die bei Säugetieren eingeführte Terminologie als das Embryonalschild von Kupffer bezeichnet worden. Der Unterschied im Aussehen gegen die Umgebung wird dadurch hervorgerufen, daß im Bereich des Embryonalschildes die zum Epithel zusammengefügten Zellen der Keimhaut höher werden, erst kubisch, schließlich cylindrisch, während umgekehrt in der Peripherie die Zellen sich immer mehr abflachen und dadurch durchsichtiger werden. Bald ist an dem ovalen Schild

auch ein vorderer und ein hinterer Rand zu erkennen. Die Befunde, die WILL (L. K. III[7], 1895) von der Eidechse erhalten hat (Fig. 413), kann ich für die Ringelnatter vollauf bestätigen.

Fig. 413.



Fig. 414.

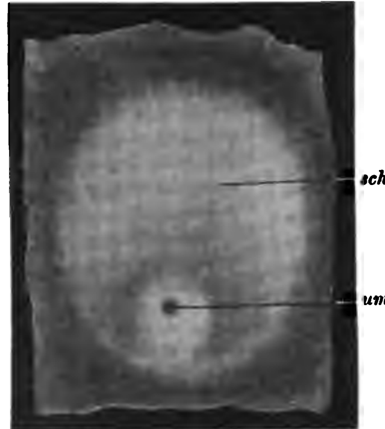


Fig. 413. Embryonalschild mit Primitivplatte vom Embryo von Lacerta muralis, nach WILL (L. K. III[7], 1895, Taf. I, Fig. 1). *sch* Embryonalschild. *pr* Primitivplatte.

Fig. 414. Embryonalschild mit Primitivplatte und dellenförmiger Einstülpung von Lacerta muralis, nach WILL (1895, Taf. I, Fig. 5). *um* Urmund.

A



B



Fig. 415A. Keimhaut der Natter mit Embryonalschild und grubenförmig vertiefter Primitivplatte. Photogr. Natter 1 des anat.-biol. Inst.

Fig. 415B. Keimhaut der Natter mit schärfer sich markierender Urmundöffnug, die in ein kleines Mesodermsäckchen führt. Photogr. Natter 2 des anat.-biol. Inst.

Am zukünftigen hinteren Rand des ovalen Embryonalschildes (*sch*) wird eine kleine und weiß erscheinende Stelle (*pr*) wahrnehmbar, welche als Vorsprung in den verdünnten Teil der Keimhaut weit hineinreicht, der sogenannte Primitivknoten von MEHNERT, die Primitiv-

platte von Will, der Ausgangspunkt und das Centrum für alle weiteren Bildungsvorgänge. Denn nach einiger Zeit erscheint auf seiner Oberfläche eine ganz flache Delle (Fig. 414 *um* und Fig. 415A und B), welche sich dann bald zu einer kleinen Grube vertieft, zu dem von Kupffer entdeckten Urmund. Noch ehe derselbe deutlicher ausgeprägt ist, hat die Primitivplatte eine Verlagerung erfahren, welche in derselben Weise wie von mir bei der Natter (Fig. 415),

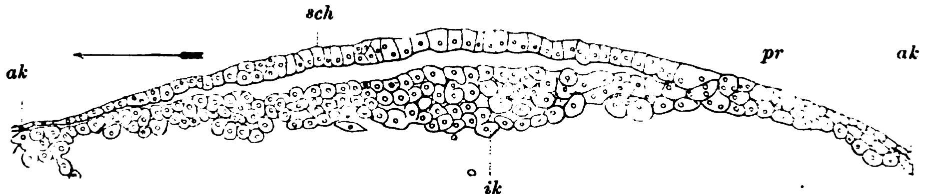


Fig. 416. Medianer Längsschnitt durch die Keimhaut von Lacerta Litfordi, an welcher eine Primitivplatte noch nicht äußerlich zu erkennen ist, nach Will (1895, Taf. IV, Fig. 28a). *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. *pr* Primitivplatte. *sch* Epithel des Schildes.

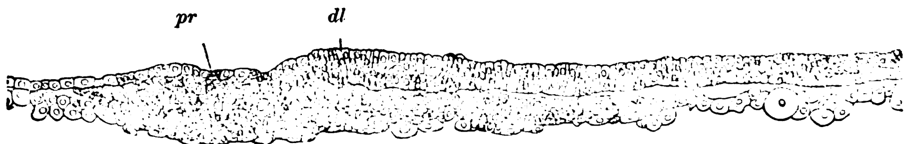


Fig. 417. Medianschnitt durch eine Keimhaut mit Primitivplatte ohne Einstülpung von Lacerta muralis, nach Weldon. *pr* Primitivplatte. *dl* dorsale Urmundlippe.

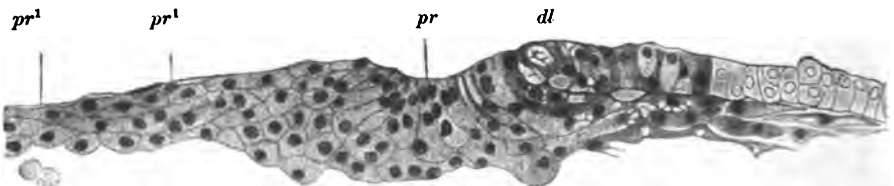


Fig. 418. Sagittalschnitt durch den Embryonalschild und die Primitivplatte eines Embryos von Platydactylus facetanus mit eben beginnender Einstülpung, nach Will. *pr* Primitivplatte mit Grube. *dl* dorsale Urmundlippe. *pr*[1] hinterer Teil der Primitivplatte.

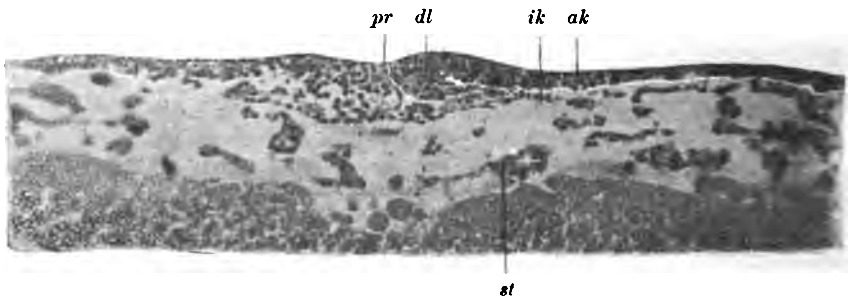


Fig. 419. Längsschnitt durch die Keimhaut der Natter mit kleiner Delle am hinteren Rande des Embryonalschildes. Photogr. Natter 32[4] des anat.-biol. Inst. *pr* Primitivplatte. *dl* dorsale Urmundlippe. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. subgerminale Zellstränge des inneren Keimblattes.

von Will beim Gecko, bei der Schildkröte und der Eidechse (Fig. 414) beobachtet und genau beschrieben worden ist; anfangs hinter dem Schild gelegen, rückt sie sehr bald in ihn hinein, so daß sie vorn und seitlich von ihm umfaßt wird.

Das Sichtbarwerden der Primitivplatte ist ein sicheres Zeichen, daß die erste Phase des Gastrulationsprozesses begonnen hat. Längsschnitte, die ich wegen der Wichtigkeit des Gegenstandes von der Eidechse (Fig. 416 und 417), dem Gecko (Fig. 418) und der Natter (Fig. 419) nach verschiedenen Autoren abbilde, lehren, daß das Embryonalschild und die Primitivplatte sich wesentlich in ihrem Bau voneinander unterscheiden. Dort beruht die Trübung auf einer Umwandlung eines Bezirkes der Keimhaut in ein Cylinderepithel, hier in einer sehr lebhaften Wucherung und Vermehrung der oberflächlichen Zellen, die von unregelmäßiger Form sind und in vielen Schichten teils fester, teils lockerer übereinander liegen. Die Primitivplatte (*pr*) zeigt uns daher ein Wachstumscentrum an, welches im weiteren Verlauf an Ausdehnung und Dicke immer mehr zunimmt. Ferner läßt sich, je älter die Keimhäute mit Primitivplatte werden, um so deutlicher verfolgen, daß sich im Anschluß an die durch Wucherung entstandene verdickte Stelle die angrenzenden, in der Keimhöhle zerstreuten Dotterzellen zu einer zweiten Schicht unter der Decke der Keimblase zusammenfügen (Fig. 417 und Fig. 419 *ik*). Sie sind meist abgeplattet, von unregelmäßiger Form und verschiedener Größe und liegen lockerer als in der oberflächlichen Schicht (*ak*), von welcher sie nur durch einen schmalen Zwischenraum getrennt sind. Die neuentstehende Schicht ist das Paraderm oder Dotterblatt Kupffer's, das cenogenetische Entoderm Wenkebach's (Lecithophor von Van Beneden) oder das sekundäre Entoderm Will's. Wir halten alle diese verschiedenen Namen in der Litteratur für überflüssig und werden im folgenden die untere Schicht einfach als unteres oder inneres Keimblatt bezeichnen; denn als solches giebt es sich sowohl durch seine Lage als auch durch seine weitere Bestimmung zu erkennen.

Aeußeres und inneres Keimblatt sind durch einen Spalt getrennt bis auf die Primitivplatte, durch deren gewucherte Zellmasse sie fest untereinander zusammenhängen. In dieser Beziehung zeigt die Primitivplatte ein Verhalten, wie der Urmundrand bei den bis jetzt untersuchten Wirbeltieren. Daß sie ihm entspricht, lehrt der weitere Verlauf, und zwar besonders der Umstand, daß bald eine Delle, die sich zur Grube vertieft, in ihr auftritt (Fig. 418 und Fig. 419), daß die Uebergangsstelle des Embryonalschildes in die Platte nach vorn zu deutlich das Aussehen einer Urmundlippe (Fig. 419 *dl* und Fig. 418) annimmt und daß von hier aus lange Zeit Zellen von außen nach innen einwandern und das Material für Chorda und Mesoblast liefern. An Längsdurchschnitten durch die Primitivplatte der Natter (Fig. 419), sowie an vielen entsprechenden Figuren vom Gecko (Fig. 418) etc. kann man sehen, wie am Grund der Delle die Zellen in die Länge gezogen und in Kurven gestellt sind, in gleicher Weise wie am Urmundrand der Elasmobranchier und Amphibien.

Will bezeichnet die Primitivplatte als Entoderm. Ebensowenig wie andere Autoren, möchte ich mich dieser Bezeichnung anschließen, sehe vielmehr in ihr ein indifferentes Zellenmaterial, welches man seiner Lage nach weder dem äußeren noch dem inneren oder mittleren Keimblatt hinzurechnen kann, ebenso wie man ja an der Urmund-

lippe nicht angeben kann, wo das eine Keimblatt anfängt und das andere aufhört, da eine Uebergangsstelle vorliegt.

Wenn wir die untere Zellschicht ihrer Lage und ihrer späteren Bestimmung nach als inneres Keimblatt bezeichnet haben, so muß hervorgehoben werden, daß seine Entstehung bei den Reptilien eine andere als beim Amphioxus ist, wo eine klar ausgesprochene Invagination und eine weit nach außen geöffnete Urdarmhöhle vorhanden ist.

Dieser wohl durch den Dotterreichtum des Eies hervorgerufene Unterschied wird indessen unserem Verständnis etwas näher gerückt durch Berücksichtigung der bei verschiedenen Amphibienarten beobachteten Modifikationen der Gastrulation, welche mir eine Brücke zu den Amnioten zu bilden scheinen. So konnte beim Frosch (Fig. 291 und und 292) festgestellt werden, daß schon zur Zeit, wo äußerlich die Urmundrinne kaum einschneidet, die Dotterzellen sich von unten nach oben an der Decke der Keimblase zur Formation des inneren Blattes ausgebreitet haben und eine geschlossene Schicht bilden, unter welcher noch die Keimhöhle sich befindet. Mit der Zunahme des Dotterreichtumes der Eier (bei Salamandra und den Cöcilien, Fig. 298) scheint die Einstülpungshöhle noch mehr zurückzubleiben und ein immer größerer Teil der Keimblasendecke von den Dotterzellen unterwachsen zu werden. Man kann dies auch so ausdrücken, daß die vegetativen Zellen, welche zum Boden der Keimblase ursprünglich gehören, sich jetzt ihrer Decke dicht anfügen. Bei den Amphibien läßt also die unter dem äußeren Keimblatt gelegene, geschlossene Schicht von Dotterzellen zwei Abschnitte unterscheiden, einen je nach dem Dotterreichtum des Eies immer kleiner werdenden Abschnitt, der den Urdarm begrenzt und als Wand einer Einstülpung direkt entstanden ist, und eine zweite Abteilung, die im Anschluß an die Einstülpung durch Wanderung der Dotterzellen entlang der Decke der Keimblase gebildet worden ist und die Keimblasenhöhle begrenzt. Beide Abschnitte werden voneinander getrennt durch eine Masse von Dotterzellen, welche sich zwischen Einstülpungs- und Keimblasenhöhle dazwischenschiebt.

Gewissermaßen das Endglied in dieser Reihe von Veränderungen stellen die Eier der Reptilien dar. Wenn bei ihnen die Stelle der Keimhaut, von der die Gastrulation ausgeht, sich eben erst durch eine Zellenwucherung als Primitivplatte kenntlich macht, beginnt schon die Unterwachsung der Keimblasendecke durch Dotterzellen, und es wird so schon ein inneres Keimblatt hergestellt zur Zeit, wo äußerlich erst eine flache Delle oder ein wenig tiefes Gastrulasäckchen zu sehen sind. Inwieweit bei diesen Materialverlagerungen auch eine Einwanderung oberflächlich gelegener (animaler) Zellen aus der Decke der Keimblase beteiligt ist, dürfte schwer festzustellen sein. Doch ist eine vordere Urmundlippe (Fig. 418 und 419 *dl*), welche der Lippenbildung am Froschei vergleichbar ist, und an welcher die Einwanderung stattfinden könnte, an der Primitivplatte schon ziemlich früh ausgeprägt.

Die hier gegebene Erklärung von der Entwickelung des Darmdrüsenblattes oder der ersten Phase der Gastrulation erhält eine kräftige Stütze in den weiteren Vorgängen, welche zur zweiten Phase, der Gastrulation, führen und ihr angehören. Ehe wir uns aber zu dieser wenden, ist noch näher auf die schon oben erwähnten, den Reptilien eigentümlichen Zellstränge einzugehen. Auch in ihnen werden

durch Teilung die Zellen kleiner und haften dann fester zusammen. Die ziemlich langen Stränge (Fig. 420 *st* und 428) verästeln sich und hängen untereinander zu einem lockeren Netzwerk zusammen; hie und da zeigen sie knotenartige Verdickungen, die mit dünnen Strecken abwechseln. Unter dem Darmdrüsenblatt, wenn dieses entstanden ist, ausgebreitet, hängen sie hie und da mit ihm zusammen, als ob sie durch Sprossung nach Art verzweigter Drüsenschläuche aus ihm hervor-

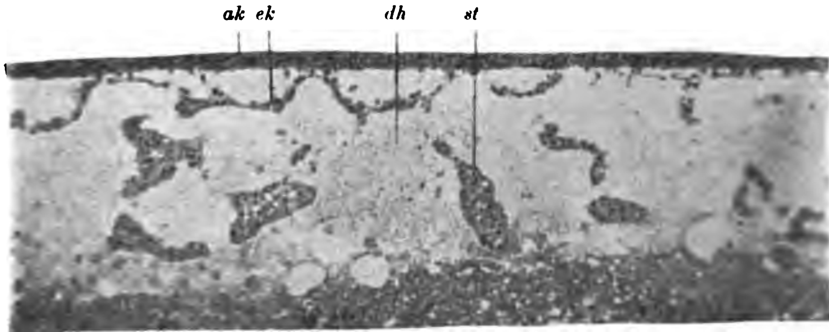


Fig. 420. Querschnitt durch den vorderen Teil des Embryonalschildes von der Natter, das in der Fig. 415A von der Fläche abgebildet ist. *ak*, *ek* äußeres und inneres Keimblatt. *st* Entodermstränge. *dh* Darmhöhle. Photogr. Natter 1 des anat.-biol. Inst.

gewachsen seien. Bei den Schlangen besonders sind die entodermalen Zellstränge sehr mächtig entwickelt, sind aber auch bei anderen Reptilienarten, wenn auch in schwächerer Ausbildung beobachtet worden, so daß es nicht unwahrscheinlich ist, daß sie überhaupt eine Eigentümlichkeit der ganzen Klasse darstellen.

Die entodermalen Zellstränge sind schon von KUPFFER (L. K. III[7], 1882) bei den Schlangen beobachtet worden, der irrigerweise von ihnen vermutete, daß sie sich weiter zu Blutgefäßen entwickelten. CORNING (L. K. III[7], 1890) hat sie in einer kleinen Mitteilung beschrieben. STRAHL und WILL erwähnen sie in ihren Arbeiten über Eidechsen und Schlangen und erkannten, daß sie mit der Bildung von Blutgefäßen nichts zu thun haben. Bei Hatteria (Fig. 421) hat sie SCHAUINSLAND (A. L. III[8], 1899) nachgewiesen.

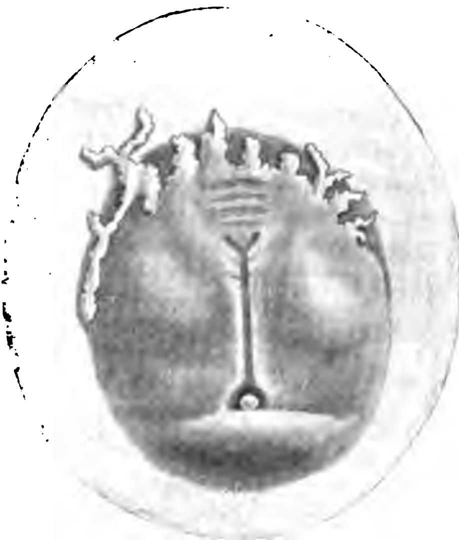


Fig. 421. Etwas älteres Stadium eines Embryonalschildes von Hatteria mit dreieckiger Urmundöffnung und Rückenrinne, von unten gesehen. Man sieht Entodermknopf, Chordarinne und Entodermstränge. Nach SCHAUINSLAND (A. L. III[8], 1899, Taf. II, Fig. 2b).

b. Zweite Phase der Gastrulation.

Das Charakteristische der zweiten Phase ist eine Wucherung und Einwanderung von Zellen, welche von der Primitivplatte ausgeht und das Material zur Anlage der Chorda und der mittleren Keimblätter liefert. Die zweite Phase läßt bei den Reptilien zwei Modifikationen erkennen. Die eine ist ausgezeichnet durch das nachträgliche Auftreten einer weit ausgedehnten Einstülpungshöhle. Sie findet sich am stärksten ausgeprägt beim Gecko und bei Schlangen (Ringelnatter und Kreuzotter). Bei der zweiten Modifikation, welche bei Lacerta etc. beobachtet wird, ist die Einstülpungshöhle von sehr geringen Dimensionen und stellt einen engen Kanal dar, der dem Chordakanal der Säugetiere sehr ähnelt und ihm von Strahl mit Recht verglichen worden ist.

Wir beginnen mit den an der Oberfläche sichtbar werdenden Erscheinungen, welche für beide Typen gleichartig sind. An der Primitivplatte, welche in den hinteren Bezirk des Embryonalschildes jetzt ganz aufgenommen ist, hat sich die Delle in ein tiefes Grübchen umgewandelt, dessen Oeffnung entweder eine dreiseitige oder eine ovale Form hat (Fig. 422). Der vordere Rand oder die vordere Urmundlippe ist schärfer ausgeprägt und springt stärker nach außen hervor, während nach hinten zu das Grübchen sich mehr allmählich verliert. An älteren Keimhäuten ist die Urmundöffnung weiter ausgedehnt und stellt einen queren Schlitz dar (Fig. 424 u. 425). Er führt in ein nach vorn gerichtetes geschlossenes Einstülpungssäckchen, dessen Ausdehnung man bei Betrachtung der Keimhaut von ihrer unteren Fläche (Fig. 423) deutlich feststellen kann. Noch später krümmt sich die vordere Urmundlippe halbmondförmig, begrenzt also wie bei den Amphibien ein nach hinten geöffnetes Hufeisen und umfaßt einen kleinen, nach außen vorspringenden Höcker, welcher sich dem Rusconi'schen Dotterpfropf der Amphibien vergleichen läßt.

Eine sehr genaue Beschreibung der Formveränderungen des Urmundes bei der Schildkröte (Fig. 426) hat Mitsukuri gegeben und an

Fig. 422.

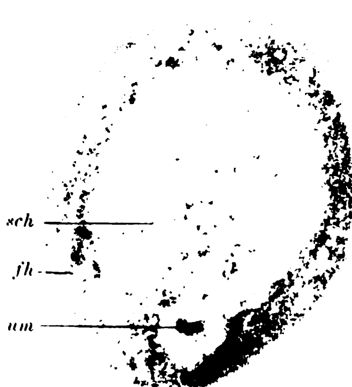


Fig. 423.

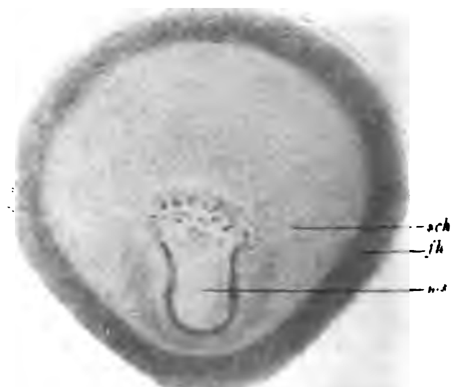


Fig. 422. Rückenansicht eines Keimes von Chelonia caouana wenige Stunden nach der Eiablage. Nach Mitsukuri (L. K. III[7] 1894, Taf. VI, Fig. 1).

Fig. 423. Ventrale Ansicht eines Keimes von Chelonia caouana etwa 2 Tage nach der Eiablage. Nach Mitsukuri (1894, Taf. VI, Fig. 3a *bis*). *sch* Schild. *um* Urmund. *fh* Fruchthof. *ms* Mesodermsäckchen.

7 Diagrammen illustriert (L. K. III [7] 1896, p. 14). Als Stütze für ihre Richtigkeit führt er an, daß die Zeichnungen in bestimmten Intervallen von Eiern ein und derselben Ablage angefertigt wurden und daß die Formveränderungen auch an anderen Serien wieder gefunden wurden.

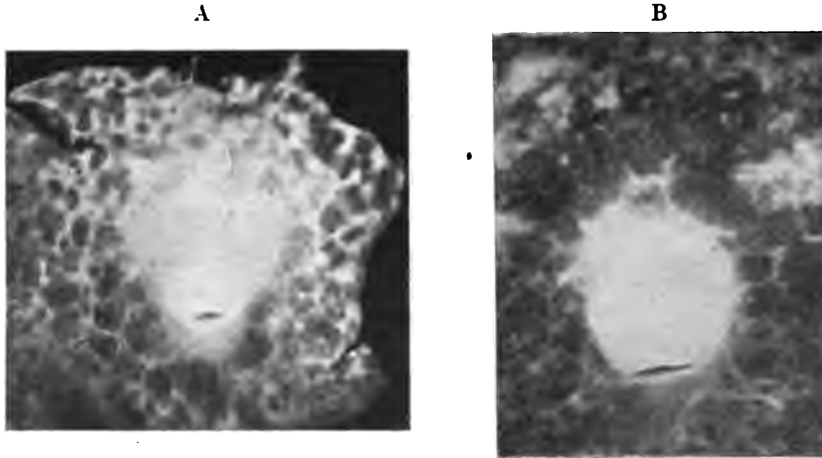


Fig. 424 A. Oberflächenbild der Keimhaut der Natter mit Urmund und großem Mesodermsäckchen, von dem in Fig. 429 ein Längsschnitt abgebildet ist. (Photogr. Natter 5 des anat.-biol. Instituts.)

Fig. 424 B. Oberflächenbild der Keimhaut der Natter mit breiter Urmundspalte auf einem etwas älteren Stadium als Fig. 424 A, da das Mesodermsäckchen schon im Durchbruch begriffen ist. (Photogr. Natter 6 des anat.-biol. Instituts.)

Zuerst ist der Urmund eine weite, offene, in querer Richtung verbreiterte Höhle. Dann verwandelt er sich in einen halbmondförmigen queren Spalt, dessen Konkavität nach vorn gewandt ist. In Diagramm 3 ist der Spalt fast eine grade quere Linie mit einer leichten, nach hinten

Fig. 425.

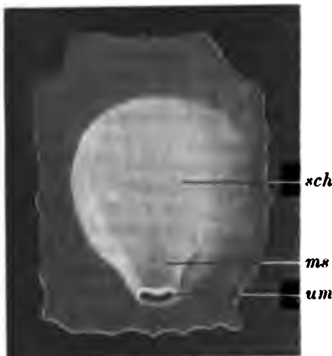


Fig. 426.

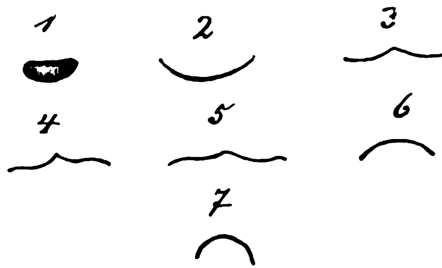


Fig. 425. Embryo von Platydactylus facetanus mit vollständig ausgebildetem Urdarm, dessen Boden schon weit durchgebrochen ist. Ansicht vom Rücken. Nach WILL (L. K. III [7] 1893[4] Taf. II, Fig. 7a, 7b). *sch* Schild. *um* Urmund. *ms* Mesodermsäckchen.

Fig. 426. 7 Stadien von der Veränderung des Urmundes der Schildkröte nach MITSUKURI (L. K. III [7] 1896, Holzschnitt V).

offenen Einkerbung in der Mitte. Ebenso sieht er bei der Natter aus (Fig. 424). In den Diagrammen 4 und 5 sind die Enden der schlitzförmigen Oeffnung gerade nach hinten gewandt, so daß die Konkavität nun rückwärts sieht. In Diagramm 6 hat die Konkavität zugenommen und ist in Diagramm 7 in eine tiefe Hufeisenform übergegangen.

Bei der Beschreibung der Durchschnitte wollen wir mit dem ersten Typus beginnen. Fig. 427--429 geben uns auf verschiedenen Stadien der Ausbildung Medianschnitte durch die Einstülpung der

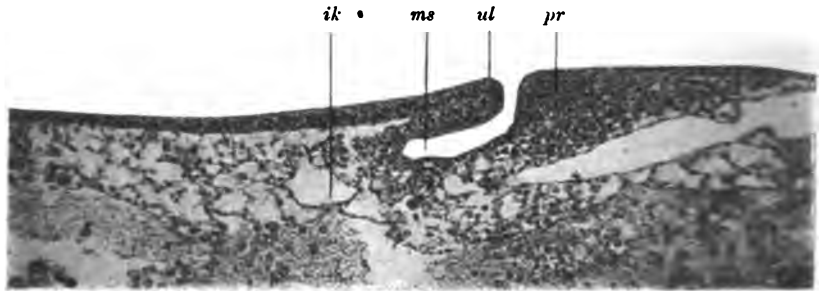


Fig. 427. Längsschnitt durch ein Gastrulastadium der Natter mit kleinem, geschlossenem Mesodermsäckchen. (Photogr. Natter 44[6] des anat.-biol. Instituts.) Bezeichnungen siehe Fig. 428.

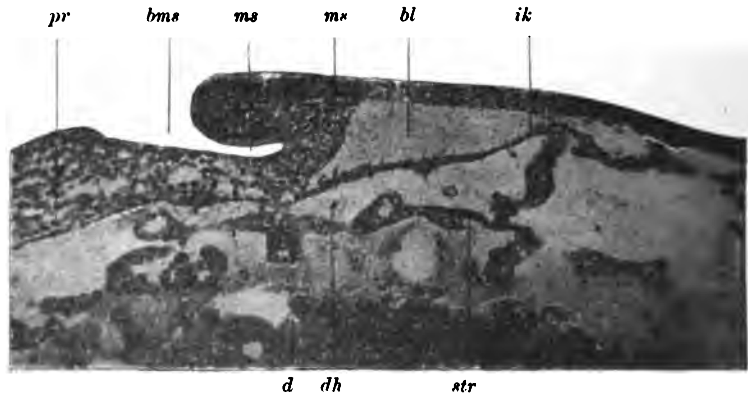


Fig. 428. Längsschnitt durch ein Gastrulastadium der Natter mit geschlossenem Mesodermsäckchen. (Photogr. Natter 41[5] des anat.-biol. Instituts.) Flächenbild entspricht Fig. 415 B.

ms Höhle des Mesodermsäckchens. *bms* Boden des Mesodermsäckchens. *pr* Primitivplatte. *ik* inneres Keimblatt. *str* subgerminale Zellstränge desselben. *ul* vordere Urmundlippe. *d* Dotter. *dh* Darmhöhle. *bl* Spalt, der dem Blastocoel entspricht.

Natter, welche wir aus später zu erörternden Gründen das **Mesodermsäckchen** nennen wollen. Die in der Primitivplatte auftretende Höhlung nimmt bei ihrer weiteren Ausdehnung gleich eine Richtung nach vorn. So entsteht eine Tasche, welche sich in den Spaltraum zwischen äußerem und innerem Keimblatt hineinschiebt und deren blinder Grund sich kopfwärts befindet. In Fig. 427 u. 428 noch klein, hat das Säckchen sich auf dem Medianschnitt durch eine ältere Keimhaut (Fig. 429) um mehr als das Doppelte vergrößert. Seine Decke be-

steht aus langgestreckten, teils cylindrischen, teils spindeligen Zellen, die in einem festen, epithelialen Gefüge ähnlich wie die Ektodermzellen des Embryonalschildes miteinander verbunden sind. In diese gehen sie auch am Eingang in die Tasche, am vorderen Urmund- oder Einstülpungsrand, kontinuierlich über. Der Boden des Säckchens wird, je größer er wird, um so mehr verdünnt (Fig. 429) und



Fig. 429. Längsschnitt durch ein Gastrulastadium der Natter mit großem Mesodermsäckchen kurz vor dem Durchbruch von dem im Flächenbild 424A abgebildeten Objekt. (Photogr. Natter 5[s] des anat.-biol. Instituts.)

besteht schließlich aus einer Lage platter Zellen, unter welcher sich, durch einen Spalt getrennt, das schon früher entstandene und bereits beschriebene, innere Keimblatt (Paraderm) ausbreitet. Zwischen diesem und dem Boden der Einstülpung kommt es später im vorderen Bereich zur Verschmelzung. Wie Mehnert sich ausdrückt, „wird der Urdarmkanal" — das ist unser Mesodermsäckchen — „in das Paraderm eingeschaltet" (L. K. III [7] 1891, p. 411). Nach hinten geht der Boden des Säckchens in den hinter dem Urmund gelegenen Teil der Primitivplatte über, an welchem die Zellen sich durch Wucherung noch stärker vermehrt haben und, in netzförmig verbundenen Strängen zusammenliegend, einen breiten Hügel bilden. An seinem Fuß hat sich jetzt das untere Keimblatt durch einen schmalen Spalt als eine einfache Lage platter Zellen scharf abgesetzt, während nach außen eine Abgrenzung gegen die oberflächliche Zellenlage fehlt. Unter dem Darmdrüsenblatt breiten sich bei den Schlangen in den subgerminalem Raum über dem Boden des Nahrungsdotters die vorher erwähnten Zellstränge aus und setzen sich hie und da breit an die untere Fläche des Darmdrüsenblattes an (Fig. 428 u. 429).

[Ganz entsprechende Verhältnisse hat Schauinsland (A. L. III[8] 1899, p. 314) bei der Hatteria beobachtet. Er bezeichnet das Bild ihres Embryonalschildes als sehr auffällig dadurch, daß sich an der ventralen Seite (Fig. 421) regelmäßig ein Netzwerk von mehr oder weniger röhrenförmigen Strängen vorfindet; dieselben nehmen vom Entoderm (oder doch von Zellen, welche später dazu werden) ihren Ursprung und hauptsächlich von den peripheren Teilen desselben, oft weit bis in die Area pellucida hineinreichend, und finden sich in desto größerer Anzahl, je jünger die Embryonalange ist, um später fast gänzlich zu verschwinden. An Querschnitten sieht man, daß sie meistenteils die Gestalt von Röhren besitzen und bisweilen geradezu gefäßartig sind. Sie erstrecken sich in eine unter dem Embryonalschild gelegene Höhle hinein. Mit der Entstehung von Blut und Gefäßen haben sie übrigens durchaus nichts zu thun.]

Auf einem noch weiter vorgerückten Stadium (Fig. 430 u. 431), auf welchem das Mesodermsäckchen an Länge zugenommen hat und der Urmund eine quere Spalte (Fig. 424) darstellt, tritt ein sehr wichtiger und interessanter Prozeß ein. Sein Boden, soweit er aus einer dünnen Membran abgeplatteter Zellen besteht, welche sich dem nicht minder dünnen Darmdrüsenblatt innig angeschmiegt hat, wird an einer oder mehreren Stellen durchbrochen, so daß die Invaginationshöhle sich in den Raum unter dem Darmdrüsenblatt öffnet. Einige Zellstränge, die eine Zeit lang als Reste des Bodens bestehen bleiben und die in Fig. 430 u. 431 auf dem Durchschnitt zu bemerken sind,

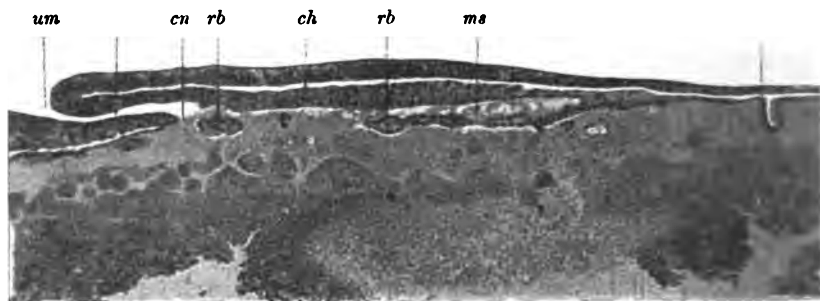


Fig. 430. Längsschnitt durch ein späteres Gastrulastadium der Natter, auf welchem der Boden des Mesodermsäckchens in Durchbruch begriffen ist. Flächenbild der Keimhaut ähnlich wie in Fig. 424 B nahe der Medianebene. (Präparat Natter 29[2] des anat.-biol. Instituts.) Bezeichnungen siehe Fig. 431.

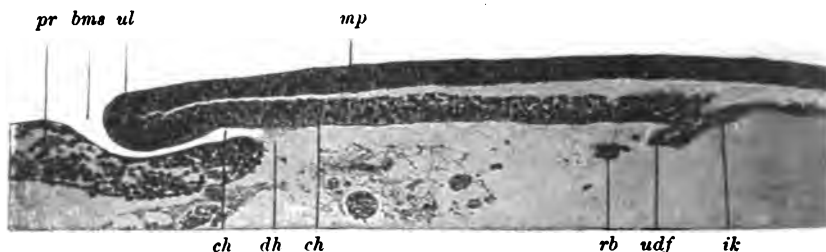


Fig. 431. Längsschnitt durch ein noch etwas älteres Stadium nahe der Medianebene. Flächenbild ähnlich wie in Fig. 424 A. (Präparat Natter 38[2] des anat.-biol. Instituts.)

pr Primitivplatte, geht nach vorn über in den Boden des Mesodermsäckchens *bms*, der nach vorn durchgebrochen ist. *rb* strangförmige Reste des Bodens. *udf* Urdarmfalte. *ch* Chordaanlage. *ul* vordere Urdarmlippe. *mp* Medullarplatte. *ms* Höhle des Mesodermsäckchens. *cn* Canalis neurentericus. *um* Urmund.

bilden sich später noch ganz zurück; an der Decke des so entstandenen, weiten, einheitlichen Raums, welcher durch den Urmund nach außen geöffnet ist, läßt sich noch längere Zeit auf dem Medianschnitt (Fig. 431) an der Beschaffenheit und Anordnung der Zellen deutlich festsetzen, welcher Abschnitt aus der ersten und welcher aus der zweiten Phase der Gastrulation herrührt. Auch springt an der Uebergangszelle nicht selten eine kleine Falte (Fig. 431 *udf*) hervor, die sich als Rest vom Boden des Säckchens erhalten hat. Von der Zerstörung bleibt beim Durchbruch des Mesodermsäckchens ferner derjenige Abschnitt des Bodens verschont, welcher aus der kleinzelligen Wucherung des nach hinten vom Urmund gelegenen Teiles der Primitiv-

platte besteht. Er verlängert sich auf dem Medianschnitt (Fig. 430 u. 431) in einen zungenförmigen Fortsatz, der sich eine Strecke weit nach vorn unter die vordere Urmundlippe schiebt und mit ihr einen

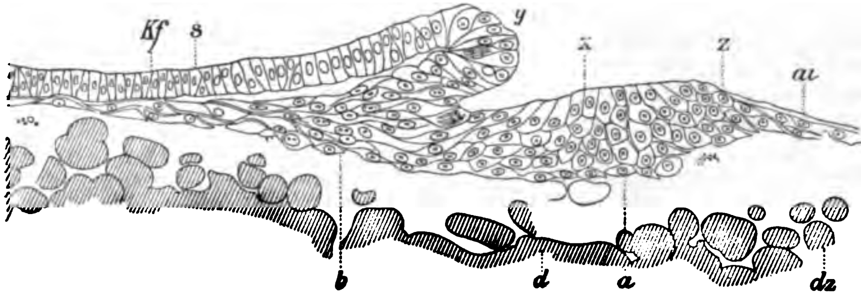


Fig. 432. Medianer Längsschnitt durch ein Gastrulastadium vom Gecko, dessen Urdarmeinstülpung die Richtung nach vorn nimmt. Stadium III nach WILL (L. K. III [1] 1892, Taf. VII, Fig. 48). Bezeichnungen nach WILL: *s* Embryonalschild. *y* vordere Urmundlippe. *z* hintere Urdarmlippe. *x* Grenze zwischen Urdarmplatte und Entodermpfropf (Primitivplatte nach HERTWIG). *ai* Area intermedia. *kf* der sich später zum Urdarm aushöhlende Kopffortsatz. *d* Dotter. *dz* Dotterzellen. *a* u. *b* erste Anfänge eines sekundären Entoderms.

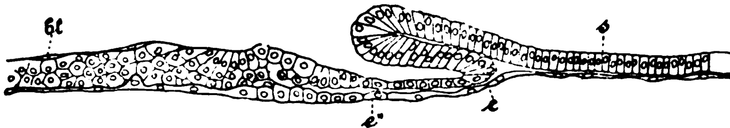


Fig. 433. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo des Gecko (Platydactylus) mit bereits nach vorn gerichteter Einstülpung. Nach WILL (1891, Fig. 3). Bezeichnungen nach WILL: *s* äußeres Keimblatt des Schildes. *bl* desgleichen der Area opaca. *e'* Urdarmblatt. *e''* Dotterblatt.

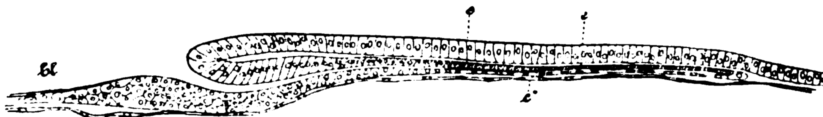


Fig. 434. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo vom Gecko in der zweiten Phase des Gastrulastadiums. Nach WILL (1891, Fig. 4). Bezeichnungen wie in Fig. 433.

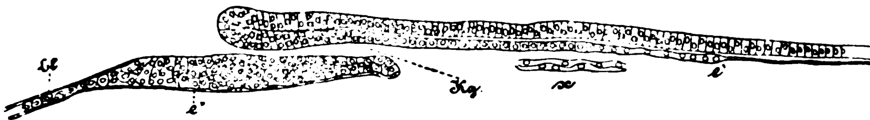


Fig. 435. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo vom Gecko, dessen Einstülpung im Durchbruch begriffen ist. Nach WILL (1891, Fig. 5). Bezeichnungen nach WILL wie in Fig. 433. Außerdem: *kg* KUPFFER'scher Gang (Canalis neurentericus), bei *x* ein vorläufig stehen gebliebener Rest der unteren Wand des Chordakanals (Mesodermsäckchen).

längeren engen Spalt erzeugt, durch welchen man von außen in die geräumige Darmhöhle gelangt. Wegen seiner Beziehungen zu dem sich später bildenden Nervenrohr führt er den Namen des Canalis

neurentericus (*cn*); auch wird er öfters als Kupffer'scher Gang beschrieben.

Die an dem Ei der Natter hier genauer verfolgten Vorgänge sind seit einer Reihe von Jahren auch bei anderen Reptilienarten in ähnlicher Weise beschrieben worden (L. K. III [7]): beim Gecko von Will (1892), bei Schildkröten von Will (1893), Mehnert (1891) und Mitsukuri (1886, 1893), bei der Eidechse von Wenkebach (1891) und Will (1895), bei Hatteria von Schauinsland (A. L. III [8], 1899). Die Abweichungen bestehen nur in unwesentlichen Modifikationen.

Den größten Umfang erreicht das Mesodermsäckchen beim Gecko, wo es, „von der vorderen Urmundlippe an gerechnet, eine Länge von ca. 1,08 mm und dabei auch eine sehr respektable Breite erreicht“ (Will, L. K. III [7] 1894, p. 132). Die aus Will's Untersuchungen kopierten, etwas schematisierten Figuren (Fig. 432—435) geben einen Einblick in die verschiedenen Stadien der Keimblattentwickelung, welche in der für die Natter dargestellten Weise verläuft. Der Durchbruch des Einstülpungssäckchens in die Subgerminalhöhle erfolgt, ebenso wie bei der Natter, von mehreren Stellen aus. In die so entstehende, netzförmige Beschaffenheit des Bodens gewinnt man einen guten Einblick auch bei Betrachtung der abgehobenen Keimhaut von der unteren Seite (Fig. 436).



Fig. 436. Die vom Dotter abgehobene Keimhaut vom Gecko, die in Fig. 425 vom Rücken abgebildet ist, in der Ansicht von unten. Nach Will (1892, Taf. II, Fig. 17b). *oe* durch Durchbruch entstandene Oeffnungen im Boden des Einstülpungssäckchens. *st* stehen gebliebene Zellstränge. *cn* untere Wand des Canalis neurentericus.

Bei der Eidechse fällt das Mesodermsäckchen viel kleiner aus, und seine Ausdehnung ist namentlich in der Quere sehr wenig entwickelt, wie die Querschnitte (Fig. 450, 451) lehren. Von dem zweiten Stadium der Gastrulation hat Wenkebach die nebenstehenden Figuren geliefert, deren Richtigkeit durch Will bestätigt wird. In Fig. 437 sieht man eine kleine Einstülpung sich in die Primitivplatte einsenken, an deren unterer Fläche auf diesem Stadium das innere Keimblatt als getrennte Schicht hinzieht. Vom Grunde der Einstülpung aus schiebt sich zwischen beide Blätter eine kleine Zellmasse nach vorn hinein, welche auf einem weiteren Stadium (Fig. 438) durch Ausdehnung der Einstülpung nach vorn sich aushöhlt. In Fig. 439 u. 440 endlich ist der Boden der Einstülpung, nachdem er sich dem inneren Keimblatt eng angeschmiegt hat, im vorderen Bereich durchgebrochen und mit der Darmhöhle in Verbindung getreten. „Dabei bleibt oft noch hier und da eine kleine Gewebsbrücke zeitweilig bestehen. Durch die Bilder wird Wenkebach lebhaft an die Eröffnung des Chordakanales im Säugetierei erinnert“ (L. K. III [7] 1891, p. 61).

Die wichtigsten Befunde, welche bei allen genauer untersuchten Reptilien in gleicher Weise beobachtet worden sind, lassen sich ohne weiteres wieder mit Befunden der Amphibienentwickelung, wie sie vom Frosch (Fig. 294, 295), Salamander, Ichthyophis (Fig. 298—300)

gewonnen wurden, in Parallele stellen. Hier wie dort sind an der Decke der Gastrulahöhle im Endstadium zwei Abschnitte zu unterscheiden. Der eine, kopfwärts gelegene Abschnitt leitet sich aus vegetativen Zellen her, die an der Begrenzung der Oberfläche der Keimblase nicht teilgenommen haben und sich von dem Boden des Blastocöls abstammend an der Decke ausbreiten und ein inneres Keimblatt

Fig. 437.

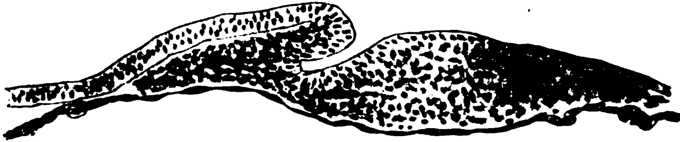


Fig. 438.

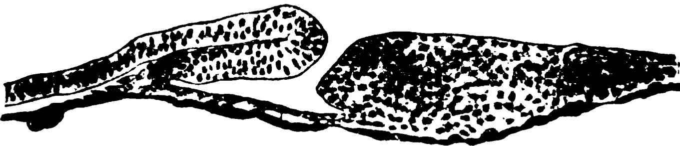


Fig. 439.

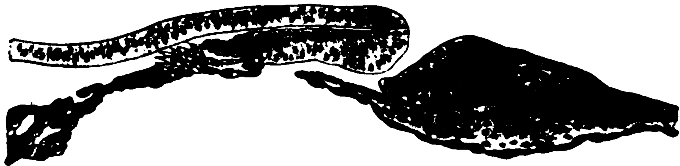


Fig. 440.



Fig. 441.



Fig. 437—441. 5 mediane Durchschnitte durch Keimhäute von *Lacerta agilis*, die verschiedene Stadien der Entwickelung des Mesodermsäckchens und des Durchbruches in die Darmhöhle zeigen. Nach WENKEBACH (L. K. III⁷ 1891, Holzschnitt 2—6).

allmählich herstellen. Der zweite, nach hinten befindliche Abschnitt entsteht bei der Gastrulation als Wand einer typischen Einstülpung. Hier wie dort sind die beiden Abschnitte ursprünglich getrennt. Ihre Höhlen (Blastocöl und die durch den Urmund nach außen geöffnete

Einstülpungshöhle) werden durch Einreißen eines dünnen Zellhäutchens zu einem einheitlichen großen Hohlraum vereinigt. Während bei den Amphibien die beiden Prozesse der Einstülpung und Ausbreitung der Dotterzellen am Dach der Keimblasenhöhle sich mehr gleichzeitig vollziehen und mehr ineinander greifen, sind sie bei den Reptilien schärfer gesondert und lassen sich daher in passender Weise als erste und zweite Phase der Gastrulation auseinanderhalten. Auf diese Uebereinstimmung ist bereits von Brauer (A. L. III[7] 1897) hingewiesen worden.

Eine wesentliche Erweiterung erfährt unsere Kenntnis von den Vorgängen in der Umgebung der Primitivplatte und des Mesodermsäckchens an Querschnitten. Wir wollen hierbei wieder unseren Ausgang von einer Querschnittserie durch eine Keimhaut der Natter nehmen auf dem Stadium (Fig. 424 B), wo die Vereinigung beider Hohl-

Fig. 442.

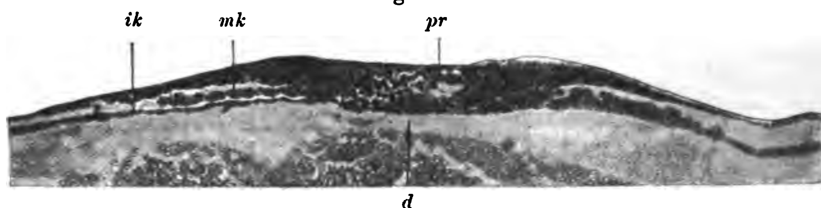


Fig. 443.

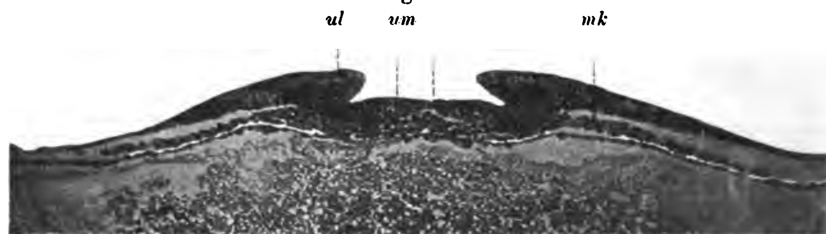


Fig. 444.

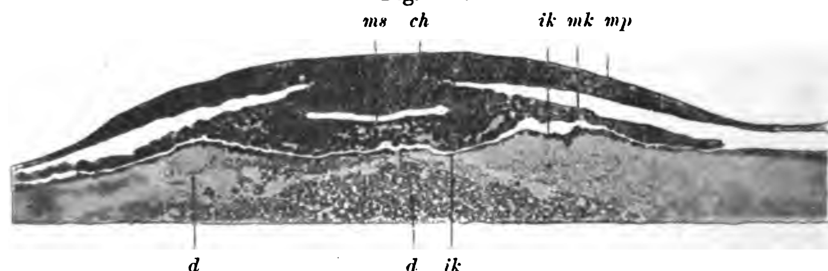


Fig. 442—447. Sechs Bilder nach Photogrammen aus einer Querschnittserie der Natter, deren Keim sich auf einem Gastrulastadium ähnlich dem in Fig. 424 B dargestellten befand. Präp. Natter 27 des anat.-biol. Inst. Siehe Bezeichn. Fig. 447.

Fig. 442. Querschnitt durch die Primitivplatte hinter der Urmundgrube.

Fig. 443. Querschnitt durch die Urmundgrube, umgeben von den lateralen Urmundlippen.

Fig. 444. Einige Schnitte vor dem Urmund, durch die auf mehreren Schnitten ausgebildete Urmundnaht.

räume eben erfolgt ist. Auf einem Schnitt ein wenig hinter der vorderen Urmundlippe (Fig. 443), ist die grubenförmige Einsenkung getroffen,

Fig. 445.

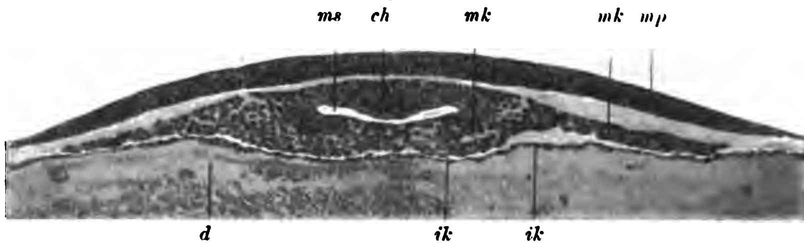


Fig. 446.

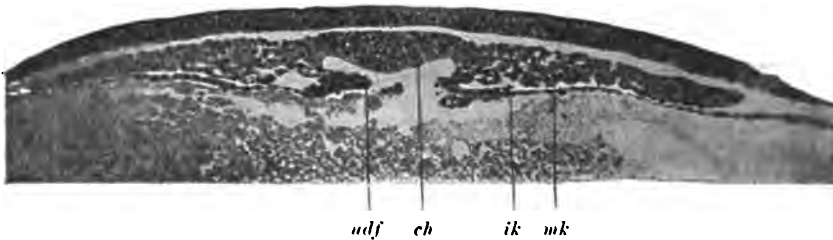


Fig. 447.

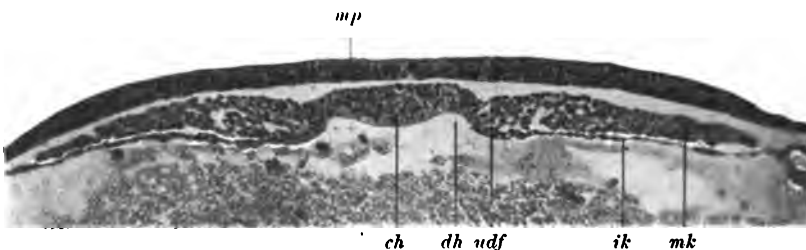


Fig. 445. Querschnitt durch das Mesodermsäckchen einige Schnitte vor dem vorderen Ende der Urmundnaht.

Fig. 446. Querschnitt durch den Durchbruch des Bodens vom Mesodermsäckchen in den Darmraum.

Fig. 447. Einige Schnitte weiter nach vorn als Fig. 446, durch die von Urdarmfalten begrenzte Chordarinne. *ik* inneres, *mk* mittleres Keimblatt. *mp* Medullarplatte. *ms* Höhle des Mesodermsäckchens. *ch* Chordaanlage. *d* Dotter. *udf* Urdarmfalte. *dh* Darmhöhle. *ul* seitliche Urmundlippe. *um* Boden des Urmundes. *pr* Primitivplatte.

die nach vorn in das Mesodermsäckchen führt, beiderseits umgeben von den nach außen vortretenden Urmundlippen, an denen das äußere Keimblatt stark verdickt ist, während es sich in geringer Entfernung von ihnen zu einer dünnen Zellenlage im hellen Fruchthof abplattet. Den Boden der Grube bildet eine kleinzellige Masse, die von der Primitivplatte abstammt und von welcher das untere Keimblatt durch einen feinen Spalt deutlich getrennt ist. An der Stelle, wo die seitlichen Urmundlippen in die Primitivplatte übergehen, schiebt sich links und rechts eine Schicht kleiner Zellen, das mittlere Keimblatt

(*mk*), in den Spaltraum zwischen die beiden Grenzblätter hinein und hört, auf eine einzige Zellenlage verdünnt, in geringer Entfernung vom Urmund auf. Bei Verfolgung der Querschnittserie nach hinten (Fig. 442), sieht man, wie die Urmundlippen verstreichen, wie die Primitivplatte sich flach ausbreitet und wie auch von ihr aus das mittlere Keimblatt noch eine kleine Strecke weit zwischen die Grenzblätter hineindringt. Da dasselbe auch nach hinten vom Urmund geschieht, wie Längsschnitte lehren, kann man sagen, daß rings um den Urmund herum seitlich und nach hinten das mittlere Keimblatt als eine von der Primitivplatte ausgehende selbständige Schicht in den Spalt zwischen äußeres und inneres Keimblatt hineinwächst.

Wenn man die Querschnittserie nach vorn verfolgt, wird man bemerken, wie sich die Urmundlippen mit ihren Rändern einander nähern, in der Medianebene aneinander legen und zur dorsalen Lippe verschmelzen. Auf einer größeren Zahl von Schnitten, die durch den hinteren Abschnitt des Mesodermsäckchens hindurch gehen, erhält man dann Bilder, wie ein solches in Fig. 444 dargestellt ist. Zwischen Embryonalschild und Darmdrüsenblatt liegt das Einstülpungssäckchen, das im Längsschnitt in den Figuren 429 u. 430 zu sehen ist und im Querschnitt einen quergestellten, breiten, spaltförmigen Hohlraum zeigt. Seine aus hohen, schmalen Zellen zusammengesetzte Decke ist längs eines Mittelstreifens mit dem Embryonalschild zu einer Naht verschmolzen, wie sie schon bei den verschiedensten Amphibien beschrieben und als Urmundnaht, hervorgegangen aus einer Konkrescenz der Urmundränder, gedeutet wurde. Schließlich erfahren wir aus dem Schnitt noch die wichtige Thatsache, daß sich zu beiden Seiten von den Wandungen des Säckchens auch hier die mittleren Keimblätter (*mk*) wie zwei flügelförmige Fortsätze in den Spalt zwischen den Grenzblättern ausbreiten und überall haarscharf von ihnen getrennt sind. Auf den nächstfolgenden Schnitten, mehr nach vorn vom Urmund, verdünnt sich dann rasch die Naht zwischen Embryonalschild und Decke des Säckchens, bis beide durch einen Spalt ganz voneinander getrennt sind (Fig. 445).

Bei weiterer Verfolgung der Serie kommt man in die Gegend, wo die Eröffnung des Säckchens vor sich gegangen ist (Fig. 446). Zuerst verdünnt sich sein Boden in der Mitte, dann trennt er sich durch einen Spalt in eine linke und rechte Hälfte; — es kommen dadurch zwei deutliche Lippen (*udf*) zu stande, an denen das Darmdrüsenblatt in das mittlere Keimblatt kontinuierlich übergeht und in denen wir nach ihrer Lage und ihren sonstigen Beziehungen die Urdarmlippen wiedererkennen, wie sie von anderen Objekten mehrfach beschrieben wurden. Indem sie auf den nächsten Schnitten auseinander weichen, erhält man schließlich den in Figur 447 reproduzierten Befund, der für den ganzen vorderen Bereich der Einstülpung charakteristisch ist. Unter dem Embryonalschild (*mp*) zieht sich eine schmale Platte hoher cylindrischer Zellen (*ch*) hin, die Chordaanlage, welche die Decke der Chordarinne bildet; zu beiden Seiten geht sie in die mittleren Keimblätter (*mk*) über, welche in derselben Ausdehnung wie weiter hinten auch hier vorgefunden werden. Unter ihnen liegt als dünnes, aus einfachen Plattenzellen bestehendes Häutchen das Darmdrüsenblatt (*ik*), überall durch einen Spalt wohl abgegrenzt bis auf die Ränder der Chordarinne, wo es in das mittlere Keimblatt ebenso wie die Chordaanlage übergeht. Endlich führt uns die Durchmusterung

der Schnittserie in die Gegend, wo das Einstülpungssäckchen aufhört. Mit der Chordaanlage schwinden auch die mittleren Keimblätter. Das Blastoderm im vordersten Bereich des Embryonalschildes besteht nur aus den beiden primären Keimblättern, von denen das äußere noch ziemlich hohe Cylinderzellen aufweist, während das innere aus platteren und noch locker verbundenen Elementen besteht und hie und da mit den Zellsträngen zusammenhängt, welche für manche Reptilien, besonders für die Schlangen eigentümlich sind und sich als Netz in dem weiten Hohlraum zwischen Keimhaut und Dotter ausbreiten. Nach vorn vom Embryonalschild verdünnt sich das Ektoderm, seine Zellen werden erst kubisch (ähnlich wie in Fig. 420), dann abgeplattet, die Zellstränge werden dünner und bilden weitere Maschen.

Durch das Studium der Querschnittserien und ihren Vergleich mit den Längsschnitten gewinnt man erst einen vollen Einblick in die Bedeutung der Einstülpung für die Blätterbildung. Denn wir erfahren, daß aus ihren Wandungen sich die Chorda und die mittleren Keimblätter entwickeln. Schärfer als bei Amphibien ist hier der Nachweis zu führen, daß die mittleren Keimblätter weder vom inneren noch äußeren Keimblatt durch Abspaltung herrühren, sondern durch ein in der Umgebung des Urmundes stattfindendes Einwachsen von Zellenmassen, durch eine Invagination. Da das Säckchen zur Auskleidung der Darmhöhle nichts beiträgt, diese vielmehr von einem Zellenblatt begrenzt wird, das schon in einer früheren ersten Phase der Gastrulation entstanden ist, kann die Einstülpungshöhle nicht schlechtweg als Urdarm bezeichnet und der Einstülpung beim Amphioxus und den Amphibien verglichen werden. Es besteht zwischen beiden, wenn wir uns eines Ausdrucks der vergleichenden Anatomie bedienen, nur eine inkomplette Homologie. Denn die Wand des Säckchens der Reptilien entspricht nur dem dorsalen Abschnitt vom Urdarm des Amphioxus, von welchem Chordaanlage und Mesoblast abstammen. Das ist auch der Grund gewesen, warum ich die Einstülpung der Reptilien anstatt Urdarm besser als Mesodermsäckchen nach dem wichtigsten Bestandteil, den es liefert, zu bezeichnen vorgeschlagen habe; und ebenso ziehe ich es vor, anstatt von Urentoderm und palingenetischem Entoderm zu sprechen, seine beiden Bestandteile, welche von früh an sich nach ihrer Lage scharf charakterisieren lassen, als Chordaanlage und mittleres Keimblatt zu unterscheiden.

Wenn wir ferner die Keimblattbildung bei Amphibien und Reptilien miteinander vergleichen, so beobachten wir zwischen beiden den interessanten Unterschied, daß der Charakter der Invagination bei ersteren während der Bildung des inneren, bei letzteren während der Bildung des mittleren Keimblattes deutlicher ausgeprägt ist. Auch greifen bei den Amphibien beide Vorgänge mehr ineinander, bei den Reptilien sind sie schärfer voneinander gesondert. indem der durch die zweite Phase der Gastrulation entstandene Hohlraum durch eine Durchbrechung seines Bodens mit dem Hohlraum, der vom Darmdrüsenblatt umschlossen wird, sekundär in Verbindung gesetzt werden muß. Chordaanlage und Mesoblast werden dadurch in die Decke des Urdarmes nachträglich eingeschaltet. Erst nachdem dies geschehen ist, erhält man wieder bei Reptilien Querschnittsbilder, die mit denen der Amphibien vollständig übereinstimmen.

Strahl (L. K. III [7] 1882, p. 264) hat zuerst bei seinen Untersuchungen an Lacerta deutlich ausgesprochen, daß aus den Wänden der Einstülpung

Chorda und Mesoderm hervorgehen, und hat sich aus diesem Grund gegen den von Kupffer gezogenen Vergleich mit dem Urdarm niederer Wirbeltiere erklärt und auch geltend gemacht, daß schon vor seinem Auftreten ein zweiblätteriger Zustand existiert. Daraus schließt er mit Recht: „Es wäre demnach die Bedeutung der Einstülpung, aus welcher später der Canalis neurentericus wird, eine andere als die derjenigen, welche bei dem niederen Wirbeltier den Urdarm bildet. Ich glaube daher nicht, daß wir die Wände der Einstülpuug mit dem Namen Entoderm belegen dürfen, wenn dies geschehen soll, um eine Uebereinstimmung mit anderen Tierformen dadurch anzudeuten."

Eine etwas andere Auffassung, als sie hier entwickelt worden ist, hat sich Will bei seinen Reptilienstudien von der Entstehung der mittleren Keimblätter gebildet, veranlaßt durch einige Befunde beim Gecko, denen er, wie ich glaube, eine zu weitgehende Bedeutung beigemessen hat. Er ist daher auch geneigt, die Verhältnisse bei der Natter, welche ihm erst zuletzt bekannt geworden sind und welche in den Rahmen seiner Theorie nicht gut hineinpassen wollen, als eine Abweichung vom Typischen zu betrachten. „Das gastrale Mesoderm", meint er, „hat bei der Natter einen besonderen Charakter, indem es mehr als bei anderen Reptilien aus den soliden seitlichen Flügeln des Urdarmes entsteht." Den Grund hierfür erblickt er darin, daß bei der Natter der Urdarm eine viel geringere Breite als beim Gecko besitze und daß infolgedessen nur ein kleiner Teil des Mesoblastes durch Unterwachsung der beiden Urdarmfalten hervorgehen könne (L. K. III [7] 1898, p. 617).

Den Vorgang beim Gecko, durch welchen Will seine neuen Gesichtspunkte für die Bildung des Mesoderms gewonnen hat, beschreibe ich mit seinen eigenen Worten aus der zusammenfassenden Uebersicht über die Keimblattbildung der Amnioten (L. K. III [1] 1894, p. 297): „Die Bildung des gastralen Mesoderms vollzieht sich in äußerst charakteristischer Form und beginnt etwa um die Zeit des Urdarmdurchbruches. Vor dem Eintritt des letzteren sehen wir auf einem Querschnitt vor der Primitivplatte (Fig. 448 A), daß der Urdarm jederseits 2 solide Fortsätze besitzt, in welche sich das Lumen nicht hinein erstreckt. Diese werden nach dem Durchbruch direkt zur ersten Anlage des gastralen Mesoderms (Fig. 448 B, C *mgr*), welche demnach nicht unmittelbar rechts und links neben der Chordaverdickung auftritt, sondern von ihr durch einen recht ansehnlichen Teil der dorsalen Urdarmwand, der Zwischenplatte *e*(*zp*), getrennt ist. Die beiderseitigen Mesodermplatten gehen nach hinten direkt in das prostomiale Mesoderm über. Die zweite Phase des Prozesses besteht nun darin, daß die an den Rändern des Urdarmes inserierten Mesodermplatten anfangen, der Mittellinie des Embryos entgegen zu wachsen, um sich mit ihrer Insertionsstelle mehr und mehr der Chordaanlage zu nähern. Da die Mesodermplatten jederseits eine leichte Erhebung des Schildes verursachen, muß sich das successive Vorwachsen der ersteren auch im Oberflächenbilde ausprägen. Dieses Vorwachsen der ursprünglichen Mesodermanlage wird dadurch bewirkt, daß sich an der Insertionsstelle der Mesodermanlage eine Urdarmfalte erhebt, welche unmittelbar unter der dorsalen Urdarmwand sich gegen die Chorda vorschiebt (Fig. 448 D, E) und aus 2 Lagen besteht, deren obere vom primären Entoderm gebildet wird, während die untere als Dotterblatt zu deuten ist. Durch das Vorwachsen der Falte entsteht zwischen dieser und der unterwachsenen Zwischenplatte ein feiner Spalt (*co*), die

erste Anlage des Cölomspaltes, welcher als abgeschnürter Teil des Urdarmlumens aufzufassen ist; die Zwischenplatte wird zu dem somatischen, die obere Schicht der Urdarmwand zum splanchnischen Blatt des gastralen

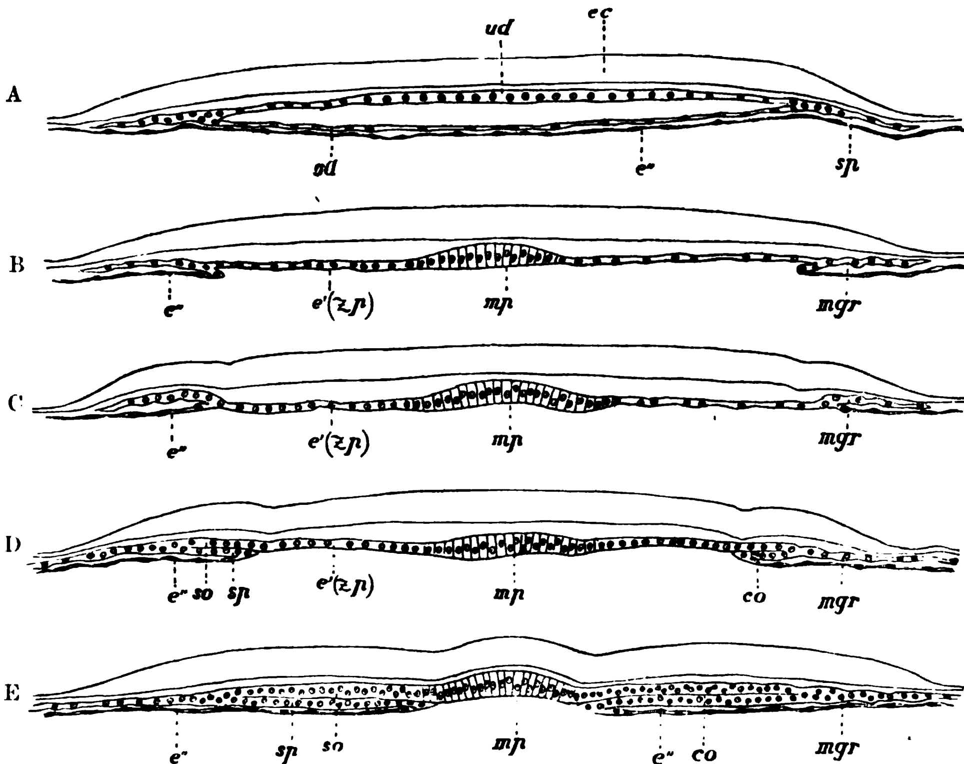


Fig. 448 A—E. Querschnitte durch die vordere Urdarmregion eines Embryos vom Gecko auf 5 verschiedenen Entwickelungsstadien. Nach WILL. *ec* äußeres Keimblatt. *ud* dorsale, *vd* ventrale Urdarmwand. *e'* Urdarmblatt. *e''* Dotterblatt des Entoderms. *sp* solide Seitenplatte des Urdarmes, welche die erste Anlage des gastralen Mesoderms darstellt. *mp* Chordaanlage. *e'(zp)* Zwischenplatte der dorsalen Urdarmwand. *mgr* mittleres Keimblatt. *so* parietales, *sp* viscerales Mittelblatt. *co* Spalte der Leibeshöhle.

Mesoderms, während die aus dem Dotterblatt gebildete untere Schicht der Falte (*e''*) das Darmepithel zu bilden hat. Bilder, wie die in Fig. 448 E, sind es ausschließlich, welche den Vertretern der HERTWIGschen Lehre der Entstehung des Mesoderms durch Divertikelbildung gedient haben. Diese aber stellen, wie aus der Schilderung hervorgeht, nicht den Anfang, sondern vielmehr eine der letzten Phasen des Prozesses dar." „Die Anlage des Mesoderms geht daher nicht im HERTWIG'schen Sinne durch Entstehung eines Divertikels vor sich, welcher neben der Chorda entsteht und nach der Peripherie fortschreitet, sondern in genau umgekehrter Weise durch Erhebung einer septenartigen Urdarmfalte, welche an den äußersten Seitenteilen des Urdarmes entspringt und gegen die Achse sich vorschiebt" (l. c. p. 299). Zu diesen Ausführungen fügt WILL an anderer Stelle (L. K. III [7] 1893, p. 104) hinzu: „Der richtige Grundgedanke der HERTWIG'schen Lehre, die Leibeshöhle

als einen abgegliederten Teil der Urdarmhöhle aufzufassen, erleidet hierdurch nicht eine Beeinträchtigung, sondern vielmehr eine weit bessere Begründung." Will bezeichnet den Vorgang als Bildung des mittleren Keimblattes durch Unterwachsung der Zwischenplatte.

Dagegen hat schon Mitsukuri (L. K. III[7] 1893, p. 434), ein ausgezeichneter Kenner der Reptilienentwickelung, hervorgehoben, daß praktisch kein großer Unterschied zwischen Divertikelbildung und Septenbildung besteht und daß Hertwig's Theorie der Mesoblastbildung auf Gecko und Clemmys genau anwendbar ist. „Will's objection to the Hertwig's theory may therefore be only an apparent one."

Daher habe ich auch in meinem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte im allgemeinen bemerkt, daß Will's Befunde (p. 151) ein neues und schätzbares Material von Thatsachen zu Gunsten der von mir vertretenen Theorie liefern, „daß die Cölomsäcke als abgeschnürte Teile des Urdarmlumens aufzufassen sind". Im besonderen aber scheint mir auf Grund meiner bei Reptilien neu angestellten Untersuchungen, daß Will seinen Befunden beim Gecko eine zu allgemeine Tragweite gegeben hat. Seine Angaben nämlich beziehen sich nur auf Querschnitte durch die vorderste Urdarmregion von verschiedenen Geckoembryonen, also auf eine Gegend, wo die mittleren Keimblätter ihr vorderes Ende erreichen; weiter nach hinten, nach dem Urmund zu, wird, wie ich glaube, auch beim Gecko zu keiner Zeit der Entwickelung ein so großer Abstand zwischen beiden Mesoblasthälften zu beobachten sein, sondern werden die Lippen der Urdarmfalten von Anfang an bis an den Rand der Chordaanlage, wie es in E dargestellt ist, heranreichen; die Zwischenplatten werden also ganz fehlen, so daß eine Unterwachsung derselben gar nicht in Frage kommen kann.

Aehnliche Befunde, wie Will vom Gecko, hat auch Strahl im vordersten Bereich der Chordaanlage bei der Eidechse erhalten. Auch an diesem Objekt findet er die Chordaanlage als eine direkt leistenförmige Verdickung des Darmdrüsenblattes, das sich seitlich eine Strecke weit direkt unter dem äußeren Keimblatt als Zwischenplatte, wenn wir der Terminologie von Will folgen, ausbreitet, ehe sich die nach vorn immer unscheinbarer werdenden mittleren Keimblätter trennend dazwischen schieben. Die mittleren Keimblätter sind also kopfwärts durch einen viel weiteren Abstand voneinander getrennt als nach dem Urmund zu. Noch weiter nach vorn wurden sie in der Querschnittserie von Strahl ganz vermißt, während die Chordaanlage als breite, leistenartige Verdickung des inneren Keimblattes noch vorhanden war.

Ein Gleiches werden wir später auch bei den Säugetieren kennen lernen. Hierdurch sind manche Forscher, wie Strahl, veranlaßt worden, für den hinteren und für den vordersten Abschnitt der Chorda eine verschiedene Entstehungsweise anzunehmen, für ersteren eine mesodermale aus der Decke des Einstülpungs- oder Mesodermsäckchens, für letzteren eine entodermale aus dem Teil des inneren Keimblattes, mit welchem sich bei seiner Eröffnung das Mesodermsäckchen mit seinem vorderen Rande in Verbindung setzt.

Die Lehre von der Bildung des mittleren Keimblattes durch Unterwachsung läßt sich endlich in keiner Weise in Einklang bringen mit den Verhältnissen in der Umgebung des Urmunds und des Canalis neurentericus, aus welcher Gegend Will Schnitte, die für seine Ansicht verwertbar wären, weder abbildet noch beschreibt. Aus solchen Erwägungen schließe ich, daß Will Vorgänge, die sich vielleicht in der Kopfgegend des Embryos abspielen mögen, mit Unrecht verallgemeinert hat.

Noch mehr als an Längsschnitten bietet die Eidechse eine interessante Modifikation des Einstülpungsvorganges und der Mesoblastbildung an Querschnittserien dar. Diese zeigen zweierlei: 1) Die Höhle der Einstülpung ist auf ein Minimum reduziert, ja oft an einzelnen Stellen kaum mehr zu erkennen (Fig. 450, 451). Nach der Eröffnung des Säckchens in den Darmraum kann ihr hinterer Rest als Mesodermkanal oder gleich auch als Canalis neurentericus, der direkt aus ersterem entsteht, bezeichnet werden. 2) Die Entwickelung des mittleren Keimblattes beginnt erst auf einem späteren Stadium als bei anderen Reptilien, namentlich bei den Schlangen. In

Fig. 449.

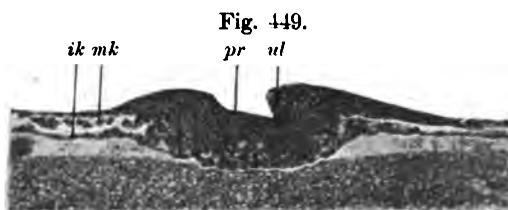


Fig. 450.

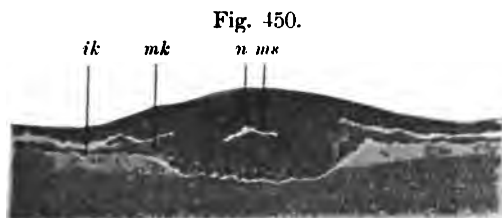


Fig. 451.

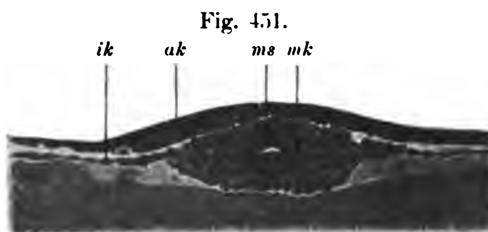


Fig. 452.



Fig. 453.

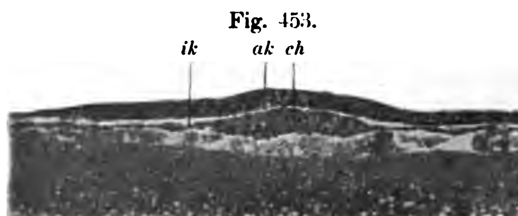


Fig. 449—453. Querschnittserie durch eine Keimhaut von Lacerta muralis mit Urmund. Photogr. Lacerta 46⁶ u. 46⁵ des anat.-biol. Instituts.

Fig. 449. Querschnitt durch die Primitivplatte mit Urmundöffnung.

Fig. 450. Querschnitt durch die Nahtstelle der Urmundlippen.

Fig. 451. Einige Schnitte vor der Naht durch den Mesodermkanal.

Fig. 452. Querschnitt durch die Eröffnung des Mesodermkanales.

Fig. 453. Querschnitt durch die Chordarinne.

ik, ak, mk inneres, äußeres, mittleres Keimblatt. *ms* Mesodermkanal. *pr* Primitivplatte. *ul* Urmundlippe. *n* Urmundnaht. *udf* Urdarmfalte. *chr* Chordarinne. *ch* Chordaanlage.

Fig. 449 ist der Eingang in den Mesodermkanal getroffen, eine Grube in einer einen Knoten bildenden Wucherung der Keimhaut, von deren unterer Fläche das Darmdrüsenblatt, das sich seitwärts als gesonderte

Schicht ausbreitet, nicht scharf abgesetzt ist. Nur vereinzelte Zellen schieben sich von hier in den Spaltraum zwischen den Grenzblättern hinein. Flügelförmige Fortsätze des Mesoderms, wie bei der Natter (Fig. 443), fehlen noch. Fig. 450 ist ein Schnitt gleich vor der vorderen Blastoporuslippe mit einem sehr engen dreiseitigen Hohlraum, der sich schon auf dem nächsten Schnitt zu einem kaum sichtbaren Querspalt verengt hat. In beiden Schnitten ist die Nahtstelle (*n*) getroffen, in welcher die Decke des Mesodermkanales noch mit dem äußeren Keimblatt verschmolzen ist. Auf den nächsten Schnitten (Fig. 451) vollzieht sich die Trennung des Mesodermkanales vom Entoderm in der Nahtstelle, und auf dem 21. Schnitt vor dem Urmund (Fig. 452) liegt die Durchbrechungsstelle, an welcher sich die Eröffnung des Mesodermkanales in den Raum unter dem Darmdrüsenblatt vollzogen hat, begrenzt von zwei lippenartigen Vorsprüngen (*udf*). Die Wandung des Mesodermkanales ist zellenärmer und dünner geworden. Seine Decke geht von der inneren Ausmündung an in eine rinnenförmig gebogene, schmale, dicke Zellenplatte (Fig. 453 *ch*) über, die sich durch eine größere Anzahl von Schnitten hindurch verfolgen läßt und der Chordaanlage der Natter entspricht; auch hier fehlen die Mesodermflügel; seitwärts findet ein direkter Uebergang in die abgeplatteten Zellen des Darmdrüsenblattes statt. Wahrscheinlich hat sich der Mesodermkanal auf früheren Stadien so weit nach vorn erstreckt als die Chordaanlage reicht, welche durch Schwund des Bodens direkt in das innere Keimblatt eingeschaltet worden ist. Nach dem vorderen Rand des Embryonalschildes zu fehlt die Chordaanlage, und breitet sich unter dem Ektoderm das Darmdrüsenblatt als eine gleichmäßige Schicht aus.

An älteren Keimscheiben, von denen Strahl (L. K. III [7] 1884) eine ziemlich lückenlose Entwickelungsserie an Flächen- und Querschnittspräparaten untersucht hat, hat dieser Forscher verfolgen können, wie sich das mittlere Keimblatt von den Seitenwänden des Mesodermkanales und seiner Eingangspforte aus als abgegrenzte Lage in den Spalt zwischen den Grenzblättern hineinschiebt und sich nach allen Richtungen mit Ausnahme der Kopfregion der Keimscheibe, die zweiblätterig bleibt, allmählich ausbreitet. Auch hat Strahl auf allen Schnittserien durch die verschieden alten Keimscheiben Abbildungen von der Nahtstelle vor der Urmundöffnung gegeben.

Schon weit entwickelt wird das mittlere Keimblatt an Keimscheiben angetroffen, an denen man bei Flächenbetrachtung die Medullarplatte und in ihrem vorderen Bereich die Medullarwülste wahrnimmt (Fig. 454—458). An 5 einem solchen Embryo angehörigen Querschnitten, von denen der 2te durch den Eingang, der 3te durch die Mitte, der 4te und 5te durch die innere Ausmündung hindurchgelegt sind, sieht man das mittlere Keimblatt als vielzellige Schicht, die nach den Rändern zu schmäler wird, sich in der oben beschriebenen Weise vom Urmund und vom Mesodermkanal aus ausbreiten. Der Urmund stellt jetzt eine in der Medianebene verlaufende kurze, aber tief einschneidende Rinne dar (Fig. 455), zu beiden Seiten von den zellenreichen Urmundlippen (*ul*) eingefaßt. Nach dem Dotter zu ist die Rinne durch eine zellenreiche Brücke geschlossen, welche sich nach vorn in den Boden des Mesodermkanales fortsetzt. Im hinteren Teil der Rinne (Fig. 454) erhebt sich vom Boden ein Fortsatz (*dpf*), der auf einer größeren Anzahl von Schnitten angetroffen wird und

nach Lage und Aussehen dem RUSCONI'schen Dotterpfropf der Amphibieneier entspricht. Er scheint von einem gewissen Stadium an bei allen Reptilien zur Ausbildung zu gelangen. WILL beschreibt ihn vom Gecko, läßt ihn aus dem hinteren Teil der Primitivplatte

Fig. 454.

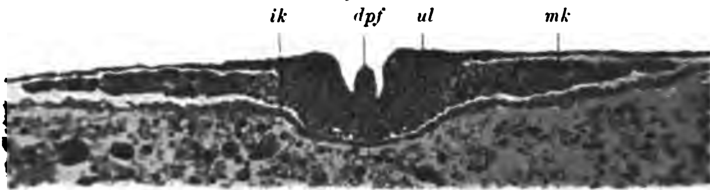


Fig. 455.

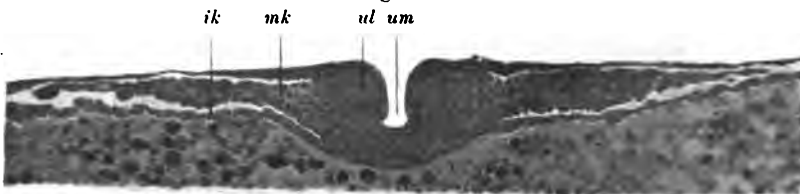


Fig. 456.



Fig. 457.

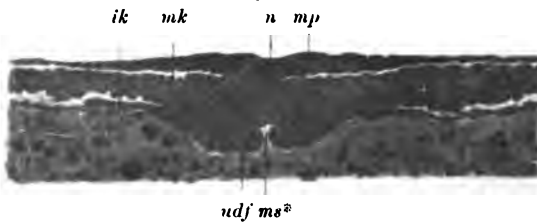


Fig. 458.



Fig. 454—458. Querschnittserie durch eine ältere Keimhaut von Lacerta muralis mit Dotterpfropf im Urmund und sich abgrenzender Medullarplatte. Photogr. Lacerta 48 des anat.-biol. Instituts.

Fig. 454. Querschnitt durch die Urmundrinne mit Dotterpfropf.

Fig. 455. Querschnitt durch die Urmundrinne vor dem Dotterpfropf.

Fig. 456. Querschnitt durch den Mesodermkanal und die Urmundnaht.

Fig. 457. Querschnitt durch die Eröffnung des Mesodermkanales und das hintere Ende der Urmundnaht.

Fig. 458. Einige Schnitte weiter nach vorn, wo Medullar- und Chordaplatte sich voneinander durch Spaltung der Urmundnaht ganz getrennt haben.

ak, ik, mk äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *dpf* Dotterpfropf. *ul* seitliche Urmundlippe. *um* Urmund. *mp* Medullarplatte. *n* Naht. *ms* Mesodermkanal. *udf* Urdarmfalte. *ms** untere Oeffnung des Mesodermkanales.

entstehen und nennt ihn Entodermpfropf (L. K. III[7] 1895*, p. 124). SCHAUINSLAND (A. L. III[8] 1899, p. 313) hat ihn bei Hatteria (Fig. 421) beobachtet; er findet „an der unteren Lippe der ventralen Urdarmmündung einen kugelförmigen, mehr oder weniger langgestielten Knopf". Später liegt er entweder an der ventralen Mündung des Canalis neurentericus oder er wird in ihn selbst hineingezogen und erscheint schließlich an der äußeren Urmundöffnung als „Dotterpfropf" (p. 323). Von der Schildkröte bilden MEHNERT, WILL und MITSUKURI den Dotterpfropf ab. MITSUKURI (L. K. III[7] 1896, p. 31) hebt von ihm hervor, daß er während der Embryonalentwickelung seine Lage von vorn nach rückwärts verändert. Zuerst zwischen den Schenkeln des hufeisenförmigen Blastoporus gelegen (Fig. 459), wird er darauf zwischen die hinteren Enden der Medullarfalten, wenn diese sich bilden, eingeschlossen (Fig. 460)

Fig. 459.



Fig. 460.



Fig. 459. Rückenansicht eines Embryos von Chelonia caouana 9½ Tage nach der Eiablage mit vorderer Amnionfalte und hufeisenförmigem Blastoporus und Medullarfalten. Nach MITSUKURI (L. K. III[7] 1896, Taf. 1, Fig. 1).

Fig. 460. Rückenansicht eines Embryos von Trionix japonicus 3½ Tage nach der Eiablage mit vorderer Amnionfalte und Medullarrinne. Nach MITSUKURI (1896, Taf. III, Fig. 16).

und wird von ihnen seitlich zusammengepreßt und in die Höhe gehoben. Bei seiner Rückwärtswanderung hinterläßt er bei Chelonia und Clemmys auf seiner Spur sozusagen eine Grube, welche den hintersten Teil des Medullarkanales mit dem Graben in der Umgebung des Dotterpfropfs verbindet. MITSUKURI nennt sie die Primitivgrube. Sie wurde auch oben von der Eidechse beschrieben. Wenn später der Schwanz sich bildet, wird bei den Schildkröten der Dotterpfropf in ihn nicht mit eingeschlossen und kommt in einiger Entfernung hinter ihn zu liegen. Durch dieses Verhältnis wird MITSUKURI bestimmt, die den Dotterpfropf der Schildkröten umgebende Oeffnung, wie ich meine mit Unrecht, für homolog dem Dotterblastoporus der Selachier zu erklären.

Auf Querschnitten durch die Gegend des Dotterpfropfes sind bei verschiedenen Reptilienarten ähnliche Bilder, wie sie auch bei Amphibien (Fig. 301 u. 302) vorkommen und uns später wieder bei den Säugetieren begegnen werden, von WILL beobachtet worden. Beim Gecko (Fig. 461

u. 462), bei der Schildkröte, bei der Eidechse u. s. w. kann man sehen, wie sich zu beiden Seiten des bald größeren, bald kleineren Dotterpfropfes (*dpf*) das äußere Keimblatt an den Urmundlippen in das parietale Blatt des Mesoblasts fortsetzt und wie dieses mehr oder minder deutlich durch eine feine Cölomspalte vom visceralen Blatt getrennt ist. Mit letzterem aber hängt ähnlich wie beim Triton (Fig. 302) beiderseits die kleinzellige Masse zusammen, welche den Boden der Primitivgrube bildet und nach außen den Dotterpfropf entsendet. Je nachdem der Schnitt weiter nach vorn oder nach hinten hindurchgelegt wird, ist das innere Keimblatt entweder mit dem Rest der Primitivplatte, welche den Boden der Primitivrinne bildet und den Dotterpfropf entsendet, verschmolzen oder durch einen Spalt als besondere Schicht getrennt.

Fig. 461.

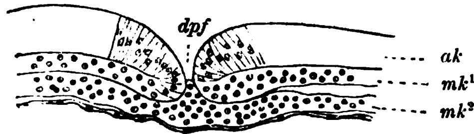


Fig. 462.

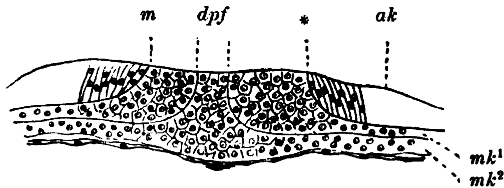


Fig. 461 u. 462. Zwei Querschnitte durch den Primitivstreifen eines Geckoembryos aus dem Stadium VIII, nach WILL (L. K. III [7] 1895*, Fig. N I u. II).

Fig. 461. Zwei Schnitte hinter der vorderen Urmundlippe.

Fig. 462. Zwölf Schnitte dahinter. *ak* äußeres Keimblatt. *mk*[1], *mk*[2] parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes. *dpf* Dotterpfropf. * Umschlagstelle des äußeren in das innere Blatt der Urmundlippe.

In ihrem vordersten Teil enthält die Rinne bei der Eidechse keinen Dotterpfropf (Fig. 455); sie geht jetzt gleich auf einem der nächsten Schnitte nach vorn in den Mesodermkanal (Canalis neurentericus) über, der offenbar dadurch entsteht, daß die lateralen Urmundlippen sich medianwärts nähern und verschmelzen und nur noch einen außerordentlich unscheinbaren Hohlraum, so groß etwa wie eine Zelle, frei lassen (Fig. 456 *ms*). Um diese kleine Höhle sind die angrenzenden Zellen radiär herumgruppiert. Auf die Entstehung durch Verschmelzung weist wieder das Vorkommen einer Naht (*n*) hin, durch welche äußeres Keimblatt und Mesodermkanal in breiter Ausdehnung zusammenhängen; auch schneidet noch von oben in die Naht eine seichte Rinne ein, welche etwa nur ein Drittel des Tiefe von der Primitivrinne besitzt. Der Kanal ist so lang, daß er etwa auf 7 Schnitten angetroffen wird. Dann mündet er nach unten in den Darmraum aus. Hier findet man auf dem Querschnitt (Fig. 457) seinen Boden durch einen feinen Spalt in zwei seitliche, lippenartig vorspringende Hälften (*udf*) getrennt, an denen sich jetzt das innere in das mittlere Keimblatt umschlägt. Wir können daher sagen, daß wie die äußere Mündung von den Lippen des Urmundes, so die innere von den Lippen der Urdarmfalten begrenzt wird. Auf allen durch den Mesodermkanal gelegten Schnitten ist die Naht an seiner Decke vorhanden, verschmälert sich aber nach vorn und hört über der inneren Ausmündung oder wenige Schnitte vor ihr (Fig. 458) auf. Ueberall in der Umgebung der Urmundrinne und des Mesodermkanals breitet sich jetzt das mittlere Keimblatt, wie

bei der Natter schon auf einem früheren Stadium, mit flügelförmigen Fortsätzen seitwärts zwischen den Grenzblättern aus, nach der Peripherie zu allmählich dünner werdend.

Ueber die Veränderungen, welche der Mesoderm- oder neurenterische Kanal, wie wir ihn auf späteren Stadien lieber nennen wollen, bei der Eidechse auf verschiedenen Entwickelungsstadien erfährt, hat Strahl, gestützt auf das Studium zahlreicher Querschnittserien jüngerer und älterer Embryonen (L. K. III[7] 1883, p. 30—33), genaue Angaben gemacht. Er hat festgestellt, daß im Laufe der Entwickelung der neurenterische Kanal kürzer wird, indem die innere Ausmündung immer mehr in die Nähe der äußeren rückt, bis sie schließlich direkt unter ihr steht und mit ihr zusammen auf demselben Querschnitt getroffen wird (Fig. 463 A). Es geschieht dies zu der Zeit, wo die Medullarwülste sich vorn geschlossen und auch hinten sich über die Oberfläche weit erhoben haben und den Rest des Urmundes umfassen. Wenn noch etwas später auch hier die Medullarwülste mit ihren Rändern verwachsen sind, ist die äußere Mündung von außen nicht mehr sichtbar, da sie in das Nervenrohr aufgenommen ist, während nach dem Urdarm zu noch die Verbindung längere Zeit fortbesteht (Fig. 464 A).

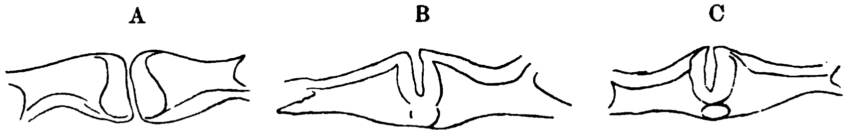


Fig. 463. Stadium F nach Strahl. A Kanal geht senkrecht durch den längsgespaltenen Medullarstrang. B Die Medullarfurche ist unten noch nicht deutlich gegen die Chordaanlage abgegrenzt. C Chorda völlig abgegrenzt.

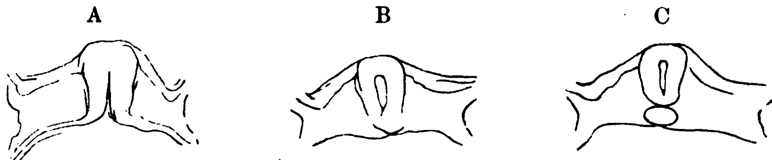


Fig. 464. Stadium G nach Strahl. A Das Rückenmark ist nach außen geschlossen, nach unten durch den Canalis neurentericus geöffnet. B Rückenmark nach unten in Zusammenhang mit der Chorda, Spalt auch bis auf diese reichend. Zusammenhängender Entodermüberzug. C Verhalten wie weiter nach vorn.

Die von Strahl nachgewiesene Verkürzung des Mesodermkanals vollzieht sich in leicht verständlicher Weise dadurch, daß „seine untere Wand“ wie Strahl sich ausdrückt (L. K. III[7] 1882, p. 251), „in der Richtung von vorn nach hinten verloren geht“ oder daß sie sich, wie ich den Hergang ausdrücken würde, durch Spaltung in die Lippen der zwei Urdarmfalten nachträglich wieder öffnet. Komplizierter wird der Prozeß indessen noch dadurch, daß daneben, namentlich auf jüngeren Stadien, auch eine Verlängerung des Mesodermkanals nach hinten einhergeht, da sich die lateralen Urmundlippen in der früher besprochenen Urmundnaht verbinden und dadurch immer neue, jüngere Abschnitte seiner Decke erzeugen. *Die Decke vergrößert sich also von vorn nach hinten, der Boden verkürzt sich durch Eröffnung in derselben Richtung, und zwar später in rascherem Tempo, als die Verlängerung der Decke*

geschieht. In demselben Maße, als der Embryo an Länge zunimmt, rückt die Urmundgegend (Primitivstreifen, Mesodermkanal etc.) nach hinten und liefert das Zellenmaterial, mit dessen Hilfe die Längenzunahme von Medullarrohr und Chorda stattfindet. Somit harmonieren diese Verhältnisse wieder auf das beste mit der von mir aufgestellten Urmundtheorie.

Zu einer Auffassung, die mit der Urmundtheorie harmoniert, ist durch seine objektiven Untersuchungen, die durch keine Theorie beeinflußt wurden, STRAHL geführt worden. Er bemerkt (L. K. III [7] 1883, p. 264, u. 1881, p. 153): „Bei Lac. agilis macht der Kanal später eine Wanderung in der Richtung von vorn nach hinten durch den ganzen hinteren Teil des Embryonalkörpers durch. Dies würde geschehen, indem sich der Kanal fortwährend vorn öffnet und weiter nach hinten zu von neuem schließt. Er würde somit bei dem Längenwachstum von Rückenmark, Chorda und Darm beteiligt sein, indem der oberste Teil seiner Wände zum Rückenmark, der mittelste zur Chorda, der untere zum Darm verwandt wird.“ STRAHL erschließt diese Wanderung unter anderem auch daraus, daß trotz des zunehmenden Wachstums des Embryonalkörpers die Zahl der Schnitte, welche man hinter dem Kanal durch die Schwanzspitze legen kann, immer kleiner wird.“ „Während der Kanal zuerst den ganzen Primitivstreifen hinter sich hat, liegt er zuletzt fast am äußersten Körperende“ (1881, p. 153).

Die weitere Entwickelung von Medullarplatte, Chordaanlage, Mesoblast und innerem Keimblatt.

Die Prozesse, die zur Entstehung von Nervenrohr, Chorda, Darmrohr etc. führen, vollziehen sich im allgemeinen bei den Reptilien in genau derselben Weise wie bei den Amphibien. Es genügt daher, von ihnen einen kurzen Abriß zu geben unter Hinweis auf charakteristische Querschnittsbilder, aus denen der Leser sofort den hohen Grad von Uebereinstimmung ersehen wird.

Die Medullarplatte, aus gestreckten cylindrischen Zellen zusammengesetzt und durch eine feine Rückenrinne in zwei Hälften geteilt, grenzt sich wie bei den Amphibien gegen das Hornblatt schärfer ab, wenn sich seine Ränder zu den Medullarwülsten erheben. Dann schließt sich die Rinne allmählich von vorn nach hinten zum Rohr dadurch, daß die stärker hervortretenden Wülste sich mit ihren Rändern nach der Medianebene umlegen, sich bis zur Berührung nähern und in einer Naht verbinden. Die Chordaanlage, welche anfangs (Fig. 445 *ch*) einen schmalen Streifen an der Decke des Mesodermsäckchens bildet und gleich der Medullarplatte aus einer einfachen Lage gestreckter Cylinderzellen besteht, erhält nach der Eröffnung des Säckchens (Fig. 447, 452, 453) ihre Lage an der Decke des Darmraums, an dessen Boden sich der Dotter findet. Erst von diesem Moment an sind Lage und Beziehung zu den Nachbarteilen dieselben wie bei den Amphibien und Elasmobranchiern. Denn, wie STRAHL in seiner Untersuchung der Eidechsenentwickelung (1882, p. 259) sagt, „steht die Chordaanlage mit dem nach den Seiten gelegenen Mesoderm ohne Abgrenzung in Zusammenhang“. In Fällen, wo an dem mehrschichtigen Mesoblast sein parietales und viscerales Blatt sich schon voneinander unterscheiden lassen, ist speciell der Uebergang in ersteres nachweisbar. Das Darmdrüsenblatt, welches auf diesem Stadium unter der Chorda-

anlage selbst fehlt, tritt als gesonderte Lage platter Zellen erst zu beiden Seiten derselben auf. Zuweilen erzeugt es hier mit seinen Rändern deutlich vorspringende Lippen (Fig. 446 u. 447 *udf*), indem es in die viscerale Lage des Mesoblasts umbiegt. Auch ist hie und da eine kleine Cölombucht oder ein feiner Cölomspalt, welcher zwischen parietales und viscerales Mesoblast eine Strecke weit eindringt, beobachtet worden.

Von einer Gegend, die einen derartigen Befund darbietet und in geringer Entfernung vor dem Canalis neurentericus gelegen ist, ausgehend, kann man bei Embryonen, die sich auf dem Stadium der Medullarplatte, der Medullarrinne oder des eben geschlossenen Medullarrohres befinden, verfolgen, daß sich die Chordaanlage allmählich schärfer durch einen von oben nach unten vordringenden Spalt gegen den Mesoblast abzusondern beginnt, daß sich die Platte dabei in einen ovalen oder rundlichen Strang umwandelt, und daß dieser sich in den Zwischenraum zwischen den Rändern des Darmdrüsenblattes einlagert und vorübergehend mit ihnen verbindet. Zu dieser Zeit hat das mittlere Keimblatt überall eine scharfe Abgrenzung wie von der Chorda, so auch von den oben erwähnten Lippen des Darmdrüsenblattes erhalten. Es ist dies das Stadium der Einschaltung der Chorda in das Darmdrüsenblatt, so daß sie direkt als eine leistenartige Verdickung an ihm erscheint. — Zuletzt wird sie vom Darmdrüsenblatt unterwachsen und von der Begrenzung der Darmhöhle ausgeschlossen. Man kann dies in einer Serie an Schnitten (Fig. 465—467) verfolgen,

Fig. 465.

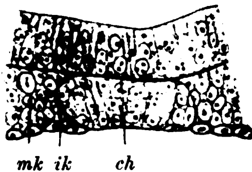


Fig. 466.



Fig. 467.



Fig. 465—467. Drei Durchschnitte durch die Chordaanlage von Lacerta agilis auf dem Stadium, wo sie vom inneren Keimblatt unterwachsen wird, nach Strahl (L. K. III[7] 1882, Taf. XV, Fig. 36, 38, 39). *ch* Chordaanlage. *mp* Medullarplatte. *ik, mk* inneres und mittleres Keimblatt.

welche der Arbeit von Strahl entnommen sind; es schiebt sich, wie Strahl für die Eidechse (L. K. III[7] 1882, p. 256) genau beschreibt, „das Entoderm von den beiden Seiten her unter die Chorda herunter. Es ist dies deutlich auf Schnitt 4 (Fig. 466) der Fall. Hier treten von jeder Seite her etwa 3 Zellen als unmittelbare Fortsetzung des Entoderms unter die Chorda herunter. Zwischen den beiden Enden des Entoderms liegt die Chorda auf eine kurze Strecke noch frei. Auf den nächsten Schnitten rücken diese freien Enden des Entoderms immer näher aneinander. Auf Schnitt 13 ist die Chorda auf ihrer unteren Fläche (Fig. 467) von Entoderm völlig überzogen."

Auch an noch älteren Embryonen kann man in einer kleinen Strecke vor dem Canalis neurentericus, der sich lange Zeit erhält, entsprechende Umwandlungsstadien der Chordaanlage in die allseitig zum Strang abgegrenzte Chorda beobachten.

Die Bildung von Schwanz und After und das spätere Verhalten des Canalis neurentericus.

Die genauesten Angaben über die Entwickelung des Schwanzendes bei Reptilien hat Mitsukuri mitgeteilt in seiner Schrift „On the fate of the blastopore, the relations of the primitive streak and the formation of the posterior end of the embryo in Chelonia“. Er gewann sie durch das Studium von Flächenbildern und Querschnittserien von Schildkrötenembryonen von 5—18 Ursegmeten. Die Veränderungen spielen sich, wie bei den Amphibien am Blastoporus, so hier an der Urmundregion oder der Primitivplatte ab. Hierbei tritt aber ein interessanter Unterschied zu Tage. Bei den Amphibien sondert sich der Blastoporus in drei Abschnitte, in den Canalis neurentericus, in die Schwanzanschwellung und in den After. Bei den Schildkröten aber gesellt sich hinzu noch ein vierter Abschnitt, indem hinter der Schwanzanschwellung und dem After ein verkümmerter Rest der Primitivplatte sich fortsetzt und den Dotterpfropf einschließt.

Der Darstellung soll ein Schildkrötenembryo von 16 Ursegmenten zur Grundlage dienen, dessen Befunde Mitsukuri als besonders wichtig hervorhebt. Bei ihm ist schon ein bis auf das hintere Ende geschlossenes Nervenrohr vorhanden, und der Körper ist bis auf die hinterste Rumpfgegend in das Amnion eingehüllt. Das Nervenrohr öffnet sich nach

Fig. 468.

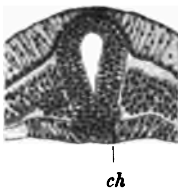


Fig. 469.

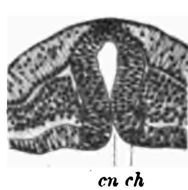


Fig. 470.

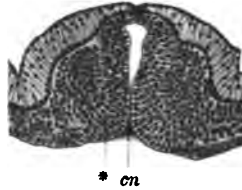


Fig. 471.



Fig. 472.



Fig. 473.

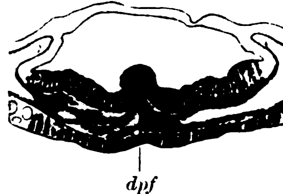


Fig. 468—473. Sechs Querschnitte aus einer Schnittserie eines Embryos von Chelonia caouana mit etwa 16 Paar Ursegmenten, $10^1/_2$ Tag nach des Eiablage, nach Mitsukuri (1896, Taf. VII, Series IX, Fig. b, d, e, g, h, n). *ch* Chordaanlage. *cn* Canalis neurentericus. *dpf* Dotterpfropf. * Stelle, wo mittleres und inneres Keimblatt zusammenhängen (Mesodermbildungsrinne).

Fig. 468. Zwei Schnitte vor der Ausmündung des Canalis neurentericus.

Fig. 469. Zwei Schnitte hinter 468, durch die untere Oeffnung des Canalis neurentericus.

Fig. 470. Neun Schnitte hinter 469, durch die Stelle, wo sich die untere Oeffnung wieder schließt.

Fig. 471. Fünf Schnitte hinter 470, durch die Stelle, wo das Nervenrohr nach außen geöffnet ist.

Fig. 472. Vier Schnitte hinter 471 durch die Primitivrinne vor der Schwanzanschwellung.

Fig. 473. Schnitt hinter der Schwanzanschwellung durch den Dotterpfropf.

hinten in den Canalis neurentericus, der ein wenig schräg von vorn nach hinten die Keimhaut durchsetzt. Kurz vor der Einmündung (Fig. 468) sieht man die Abgrenzung zwischen Nervenrohr und Chorda (*ch*) und Chorda und Darmdrüsenblatt verschwinden, d. h. alle drei Gebilde vereinigen sich nach hinten in der vorderen Wand des Canalis neurentericus, in welchem sie das Centrum für ihr Längenwachstum haben. Die untere spaltförmige Ausmündung desselben, welche durch 10 Schnitte der Serie hindurchgeht, ist in den Fig. 469 und 470 (*cn*) abgebildet, von welchen die eine die Verhältnisse am vorderen, die andere am hinteren Ende des Spaltes zeigt. In Fig. 469 ist durch die Gruppierung der Zellen in der Wand des Canalis neurentericus schon angedeutet, welcher Bezirk sich nach vorn in das Nervenrohr und welcher sich in die Chorda (*ch*) fortsetzt. Das Anlagematerial der letzteren ist durch den Canalis neurentericus (*cn*) gewissermaßen in zwei Chordahälften (*ch*) gespalten, die vor dem Kanal (Fig. 468 *ch*) miteinander verschmelzen. An dem anderen Schnitt (Fig. 470) ist das mittlere Keimblatt viel stärker als vorher entwickelt und mit der Wandung des neurenterischen Kanals an der mit einem Stern bezeichneten Stelle (Mesodermbildungsrinne) verschmolzen.

Während die untere Oeffnung sich schließt, tritt an mehren Schnitten die dorsale Mündung auf. Der in Fig. 471 dargestellte Schnitt zeigt die Verhältnisse der Primitivplatte, die man auf späteren Stadien auch Primitivstreifen heißen kann, da sie schmäler und länger als am Anfang geworden ist. Ein kleinzelliges, in Wucherung begriffenes, indifferentes Gewebe schließt einen ziemlich tiefen, vertikalen Spalt, die Primitivgrube wie bei Lacerta, ein und geht am Rand derselben in das äußere Keimblatt über, während es seitlich mit dem Mesoblast und nach unten mit dem Darmdrüsenblatt verschmolzen ist, so daß hier alle 3 Keimblätter in einer indifferenten Zellwucherung zusammenfließen. Weiter nach hinten (Fig. 472) schwindet die Primitivgrube. Ihre dicken Wandungen verschmelzen zu einem auf dem Querschnitt rundlichen, dicken Zellenstrang, welcher sich auf 5 Schnitten hindurchverfolgen läßt. In der Verlängerung des Rückenmarkes erzeugt er einen über die Oberfläche der Keimhaut weit vorspringenden Hügel. den Endwulst. Er ist der Teil des Primitivstreifens, welcher sich in den Schwanz umwandelt und daher auch Schwanzanschwellung oder Schwanzknospe genannt wird. Die paarige Anlage, die bei den Amphibien so deutlich verfolgt werden konnte, prägt sich bei den Schildkröten noch in einer seichten Rinne aus, welche in der Verlängerung der Primitivrinne in die obere und hintere Fläche des Endwulstes einschneidet. Eine kleine Strecke hinter dem Schwanzhöcker setzt sich der Primitivstreifen noch in rudimentärer Form fort und umschließt an seinem Ende (Fig. 473) einen Rest des Dotterpfropfes.

An noch älteren Embryonen wächst der Schwanzhöcker, indem er sich beträchtlich verlängert, weit über die Oberfläche hervor. Der Canalis neurentericus, dessen äußere Oeffnung sich schließt, rückt immer mehr in die Spitze des Schwanzes hinein, in welchem sich in demselben Maße Rückenmark und Chorda und eine Verlängerung des Darmrohres als Schwanzdarm hinein fortsetzen. Der Rest der Primitivrinne an seiner Oberfläche verschwindet. An seiner unteren Fläche nahe der Schwanzwurzel ist bei Embryonen von 16 Tagen nach der Eiablage der After entstanden in einer Weise, über welche

MITSUKURI keine genaueren Angaben macht. Die veränderten Verhältnisse giebt Diagramm Fig. 474 wieder, in welcher die punktierten Linien den Teil des Primitivstreifens, der jetzt ganz geschwunden ist, und nur die schwarz gehaltenen Stellen die erhalten gebliebenen Reste, die Afteranlage und den Dotterpfropf bezeichnen. Den letzteren vergleicht MITSUKURI seiner Lage nach dem Dotterblastoporus der Selachier und knüpft hieran eine Hypothese, welche im Original (l. c. 1896, p. 88—92) nachzulesen ist. In Fig. 476 ist auf einem Querschnitt

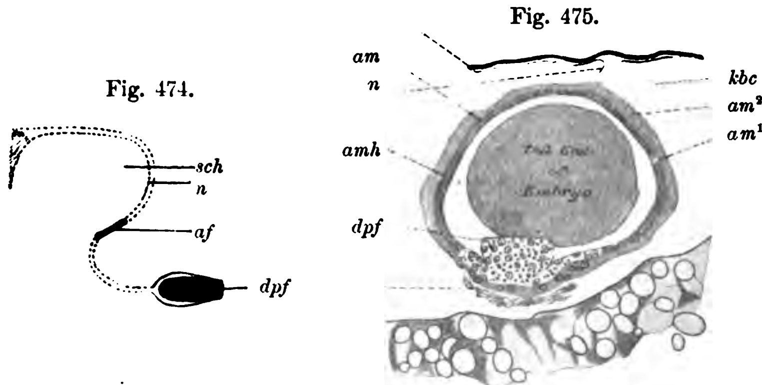


Fig. 474. Schema über Schwanz und Afteranlage der Schildkröten nach MITSUKURI (L. K. III[7] 1896, Holzschnitt IX). *dpf* Dotterpfropf. *af* After. *sch* Schwanzknospe. *n* Urmundnaht.

Fig. 475. Querschnitt durch den Schwanzhöcker und den Rest des Dotterpfropfes eines Embryos von Chelonia caouana mit 18—19 Ursegmenten, nach MITSUKURI (1896, Taf. X, Series XIII m). *am* Amnion. *am*[1] Epithelschicht und *am*[2] Bindegewebsschicht desselben. *amh* Amnionhöhle. *kbc* Keimblasencölom. *n* Naht des Amnion. *dpf* Dotterpfropf.

die Lage des Dotterpfropfes unterhalb des vom Amnionsack rings eingeschlossenen Schwanzendes zu sehen.

Auf späteren Stadien hat STRAHL die Sonderungsprozesse an der Schwanzknospe bei Lacerta agilis verfolgt. Noch bei einem 4 mm langen Embryo findet er einen neurenterischen Kanal, der in Fig. 476 A

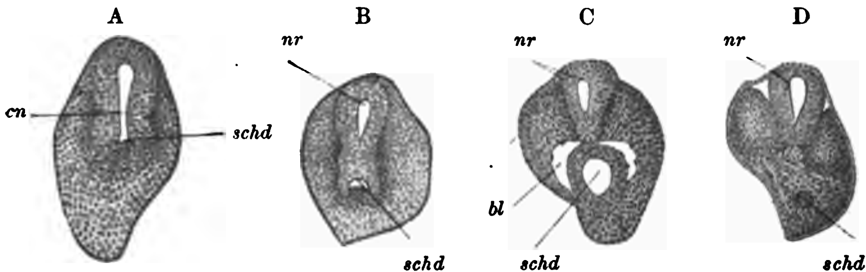


Fig. 476 A—D. Vier Querschnitte durch das Schwanzende von einem Embryo von Lacerta agilis mit Canalis neurentericus und Schwanzdarm, nach STRAHL (1882, Taf. XV, Fig. 43, 44, 45 und 47). A Querschnitt durch Canalis neurentericus, B durch Rückenmark und Schwanzdarm, der nächste Schnitt vor A; C der vierte Schnitt weiter nach vorn, wo der Schwanzdarm seine größte Ausdehnung erreicht hat; D weiter nach dem After zu gelegener Schnitt, wo der Schwanzdarm seine Höhlung verloren hat. *cn* Canalis neurentericus. *nr* Nervenrohr. *schd* Schwanzdarm. *bl* Blutgefäß.

auf dem Querschnitt getroffen ist, an der Schwanzspitze als Verbindung des hinteren Endes des Nerven- und Darmrohres. Die untere Wand des letzteren geht ohne Abgrenzung — und dasselbe gilt wohl auch für die ganze Wand des Canalis neurentericus — in ein kleinzelliges Gewebe über, welches das Schwanzende ausfüllt und, wie der Primitivstreifen, undifferenziertes Material darstellt, welches zum Wachstum von Nervenrohr, Chorda, Darm und Ursegmenten dient. Auf einem der nach vorn nächstfolgenden Schnitte (Fig. 476 B) haben sich die Wände des neurenterischen Kanals in ihrer Mitte zusammengelegt und sind zu einer Zellmasse verschmolzen, aus welcher sich wieder nach vorn (Fig. 476 C) die Chorda differenziert, während oben und unten zwei kleine Hohlräume die Lichtungen des Nerven- und Darmrohres sind. Auf dem 9. Schnitt, von der Schwanzspitze an (Fig. 476 C) gerechnet, sind Rückenmark, Chorda und Darmrohr, an welchem 2 Blutgefäße ihren Weg nehmen, deutlich voneinander und von der Umgebung gesondert. Die ziemlich ansehnliche Höhle, welche der Schwanzdarm auf dem Schnitt zeigt, verkleinert sich indessen nach vorn sehr rasch, bis sie schließlich überhaupt geschwunden ist (Fig. 476 D). An Stelle des Darmrohres findet man jetzt eine Strecke weit in der Schnittserie einen kleinen soliden Zellstrang, „welcher weit nach vorn immer mehr an Dicke abnimmt und endlich ganz schwindet, so daß die Schnitte nur noch das Rückenmark und die Chorda enthalten".

„Es bestätigen diese Durchschnitte", bemerkt STRAHL (1882, p. 270), „die bereits früher gemachte Beobachtung, daß der letzte Teil des Schwanzdarmes sich noch bis in die späten Entwickelungsstadien erhält und dann allmählich in der Richtung von vorn nach hinten eingeht, indem einerseits das Lumen des Rohres sich schließt, dann aber auch die Zellen der Wand in dem umgebenden Gewebe aufgehen. In Durchschnitten durch die Schwanzspitze von erheblich älteren Embryonen von Lacerta vivipara, welche eine Länge von fast 2 cm haben, fehlt der Schwanzdarm und damit auch der Canalis neurentericus gänzlich.

Die Keimblätter der Vögel.

In der Geschichte der Blättertheorie hat das Ei des Hühnchens eine große Rolle gespielt. Nicht nur ist es das klassische Objekt, bei dessen Untersuchung die Idee der Keimblätter von CASPAR FRIEDR. WOLFF zuerst gefaßt, von PANDER und C. E. v. BAER fester begründet und von REMAK genauer durchgeführt wurde, sondern es ist lange Zeit hindurch das einzige Objekt aus der Klasse der Vögel gewesen, welches immer wieder von neuem sorgfältig untersucht wurde. Erst in den letzten zwei Jahrzehnten hat man begonnen, das Studium auch auf andere Vertreter auszudehnen, auf Schwimmvögel, auf den Wellensittich, auf Finkenarten etc., doch ist auch jetzt noch die hierüber entstandene Litteratur eine relativ geringfügige, während das Hühnerei infolge der Leichtigkeit seiner Beschaffung immer wieder neue Forscher zur Bearbeitung anlockt. Trotz der zahlreichen älteren und neueren Untersuchungen sind gleichwohl die allgemeinen Fragen der Blätterlehre, welche, durch die vergleichende Embryologie gestellt, seit Decennien im Vordergrund des wissenschaftlichen Interesses stehen, durch das Vogel- resp. Hühnerei nur wenig gefördert worden. Denn leider ist dasselbe eines der am schwierigsten zu untersuchenden Objekte, was die frühen Stadien anbetrifft, und die wichtige Frage

nach der Entstehung der Blätter bereitet hier nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten, so daß sie sich immer noch nicht in jedem Punkt mit der wünschenswerten Sicherheit und Klarheit beantworten läßt.

Die älteren Forscher, wie PANDER, BAER und REMAK, ließen den durch Furchung entstandenen zelligen Keim sich durch Spaltung in 2 primäre Keimblätter sondern und leiteten aus diesen dann die mittleren Blätter ebenfalls wieder durch Spaltung her. Doch machten sich über letzteren Punkt von vornherein verschiedene Ansichten geltend, unter denen die Ansicht von REMAK (A. L. III[9] 1855) die meisten Anhänger fand. Danach sollte sich vom unteren Blatt das mittlere abspalten und später durch Entstehung der Leibeshöhle sich in Haut- und Darmfaserplatte (parietalen und visceralen Mesoblast) abermals scheiden. Bei der Untersuchung der frühesten Stadien beschrieb schon BAER den Primitivstreifen, REICHERT die auf ihm sich zeigende Primitivrinne. Zum Gegenstand eines besonderen Studiums wurden diese wichtigen Gebilde zum ersten Male durch DURSY (L. K. III[8] 1867) gemacht, aber für etwas Nebensächliches gehalten, da aus ihnen kein Teil des Embryos hervorgehen sollte.

In einer Reihe von Untersuchungen beschäftigte sich HIS (A. L. III[9] 1868, L. K. III[8] 1876 u. 1877) mit der Entwickelung des Hühnchens, vorwiegend von entwickelungsphysiologischen Gesichtspunkten geleitet. An REMAK'sche Bestrebungen anknüpfend, unterschied er neben dem mittleren Keimblatt noch einen besonderen Blut- und Bindesubstanzkeim. In seiner Parablast-Theorie, welche auf allseitigen Widerspruch stieß und später in ihrer ursprünglichen Form auch von ihrem Autor fallen gelassen wurde, unterschied HIS im Hühnerei einen Haupt- und Nebenkeim (Archiblast und Parablast). Jener erfährt allein den Einfluß der Befruchtung, liefert die Embryonalzellen und baut die Keimblätter auf, dieser hat seinen Ursprung im weißen Dotter, welcher nach der Hypothese von HIS aus Zellen der mütterlichen Granulosa, die ins Ei einwandern, bestehen und so eine „rein mütterliche Mitgift" bilden soll. Die Elemente des weißen Dotters aber sollen während der Bebrütung in den Archiblast einwandern und die sichtbar werdenden Lücken zwischen den Keimblättern ausfüllen und dort zu Blut- und Bindegewebe werden. (Vergleiche hierüber auch Kapitel V.) — Gründlichen Aufschluß über Bau und Bedeutung des Dotterorganes bei den Vögeln haben wir H. VIRCHOW (L. K. III[8] 1874, 1875, 1891) in einer Reihe von Untersuchungen zu verdanken, in denen ältere irrtümliche Angaben richtig gestellt wurden.

Fruchtbringende neue Gesichtspunkte wurden in das schwierige Studium der Keimblätter der Vögel durch die vergleichend-embryologische Richtung gebracht. Die Frage, wie entstehen die Keimblätter beim Hühnchen, was für eine morphologische Bedeutung haben sie und die Primitivrinne, erhielt jetzt ein ganz neues Gesicht, als sie in Anknüpfung an die bei anderen Wirbeltieren gesammelten Erfahrungen aufgeworfen wurde. GOETTE (L. K. III[8] 1874), durch Erfahrungen geleitet, welche er durch Untersuchung der Entwickelung von Amphibien und Knochenfischen gewonnen hatte, suchte die Annahme wahrscheinlich zu machen, daß das untere Keimblatt sich nicht durch Spaltung des Keimes, sondern durch Umschlag des Randes der Keimhaut und durch Verschiebungen und centripetale Wanderungen der Embryonalzellen anlege. HAECKEL in seiner Gastraeatheorie erklärte den zweiblätterigen Hühnerkeim für eine Discogastrula und seinen Rand für die durch Aufnahme des Dottermateriales ausgeweitete Urmundlippe. FOSTER und BALFOUR (A. L. II 1874) erblickten in dem Primitivstreifen „ein unbrauchbar

gewordenes Erbstück von Ahnen"; aber erst Rauber sprach in dem Aufsatz „Primitivrinne und Urmund" (L. K. III[8] 1876) den fruchtbaren Gedanken aus, daß die Primivrinne dem zu einem Längsspalt umgewandelten Urmund niederer Wirbeltiere entspreche. Da er gleichzeitig auch an der Anschauung Haeckel's, daß der Keimscheibenrand Urmund sei, festhielt, machte er den Versuch, die Primitivrinne vom Keimrand durch Abschnürung herzuleiten, und kam so zur Aufstellung von verschiedenen Abschnitten, in welche der Urmund niederer Tiere bei den Eiern der Vögel etc. zerlegt werden solle. Rauber's Ansicht wurde von einem großen Teil der Embryologen angenommen, von Balfour (A. L. II 1880) in seinem Lehrbuch der vergleichenden Embryologie, von Kupffer (L. K. III[8] 1882), der ihr durch seine Entdeckung des Prostoma der Reptilien und durch die Vergleichung desselben mit der Primitivrinne der Vögel eine wichtige Stütze schuf.

In den neu gewonnenen, vergleichend-embryologischen Gesichtspunkten war ein großer Antrieb zur Vornahme erneuter Studien der Blätterentwickelung und der Primitivrinne gegeben, zumal auch die Verwendung der jetzt feiner ausgebildeten Untersuchungstechnik an dem schon viel untersuchten Objekt doch noch neue Ergebnisse erhoffen ließ. Das Studium der Serienschnitte beginnt. Gasser's (L. K. III[8] 1878) Monographie des Primitivstreifens führte zur wichtigen Entdeckung des Canalis neurentericus, durch welche eine weitere Anknüpfung an die Verhältnisse der niederen Wirbeltiere und ein neuer Beweis für die Urmundnatur des Primitivstreifens gewonnen wurde. Das Verständnis von der Entwickelung des mittleren Keimblattes wurde wesentlich gefördert durch den von Kölliker erbrachten Nachweis, daß seine Bildung vom Primitivstreifen ausgeht, an welchem eine lebhafte Neubildung von Zellen stattfindet, die sich als eine kompakte Lage zwischen die Grenzblätter hineinschieben und nach der Peripherie ausbreiten. Oscar Hertwig (L. K. III[1] 1881, 1883, L. K. IV 1892) erblickte hierin ebenfalls ein Moment, welches für die Urmundnatur des Primitivstreifens sprach, und zeigte zugleich den Weg, auf welchem es möglich war, auch die Entwickelung des mittleren Keimblattes bei den Vögeln in den Rahmen seiner Cölomtheorie einzufügen. Indem er ferner nachwies, daß der Keimscheibenrand der Sauropsiden nicht länger als Urmundrand gedeutet werden könne, führte er die schärfere Unterscheidung zwischen Urmundrand und Umwachsungsrand ein und machte auf die zwischen beiden bestehenden Unterschiede aufmerksam.

Als verdienstvolle Untersuchungen in den letzten Decennien, weil sie auf einem umfassenden Beobachtungsmaterial beruhten und mit guten Untersuchungsmethoden ausgeführt wurden, sind die Arbeiten von Koller (L. K. III[8] 1879, 1882) und besonders von Duval (L. K. III[8] 1878, 1884) hervorzuheben: „Études sur la ligne de l'embryo du poulet" und „De la formation du blastoderme". Sie zeigten aber auch zugleich, daß selbst bei den verbesserten Untersuchungsmethoden das Verständnis von der allerersten Anlage des inneren Keimblattes und der Entstehung des Primitivstreifens noch auf manche Schwierigkeiten stößt. Daher stimmten denn auch weder Koller und Duval in ihren allgemeinen Ergebnissen überein, noch konnten jüngere Forscher, wie Kionka (L. K. III[8] 1894), Schauinsland (A. L. III[8] 1899) und Nowak (L. K. III[8] 1902) in einer gründlichen Abhandlung, manche Angaben von Duval bestätigen.

So ist trotz aller aufgewandten mühsamen Arbeit hervorragender Embryologen auch heute noch die Entwickelung der Keimblätter des

Hühnchens keineswegs nach allen Richtungen genügend geklärt. Um so gebieterischer tritt die Aufgabe heran, zu sehen, inwieweit durch das Studium anderer Vogelarten, die vielleicht hier und da kleine Vorteile bieten und klarere Bilder von diesem und jenem Vorgang liefern, also durch planmäßig durchgeführtes vergleichendes Studium, die Lücken in der Erkenntnis auszufüllen sind. Der Anfang zu solchen vergleichenden Untersuchungen ist schon zum Teil mit gutem Erfolg gemacht. BRAUN (A. L. III[8] 1882) studierte die Embryonalentwickelung des Wellenpapageis (Melopsittacus). KUPFFER, DUVAL etc. untersuchten, wenn auch weniger eingehend als den Hühnerkeim, die Eier von Ente, Gans, Taube, Sperling, Star, Finkenarten etc. HOFFMANN (L. K. III[8] 1883) zeigte, daß die Keime der Wasservögel für manche Verhältnisse klarere Bilder liefern als das vieluntersuchte Hühnerei. Ueber sehr zahlreiche Vogelarten (Fregatta aquila, Diomedea, Puffinus, Sula, Haliplana etc.) hat SCHAUINSLAND (A. L. III[8] 1899) seine vielversprechenden Untersuchungen ausgedehnt, von welchen er leider bisher nur eine kurze Mitteilung veröffentlicht, aber in ihr schon festgestellt hat, daß bei einzelnen Arten nicht unwichtige Modifikationen in der Entwickelung haben beobachtet werden können.

Die Entwickelung bespreche ich in derselben Reihenfolge wie bei den Reptilien in 4 Abschnitten mit denselben Ueberschriften.

Die erste Phase der Gastrulation.

Das unbebrütete Ei und das Ei in den ersten Stunden der Bebrütung.

Die Untersuchung des Vogel- und besonders des Hühnereies während der frühesten Stadien der Keimblattbildung ist mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft. Zu dieser Zeit läßt sich die Keimscheibe wegen ihrer geringen Größe und ihres innigen Zusammenhanges mit dem ungeteilten Nahrungsdotter von diesem nicht abtrennen, wie es später geschieht, ohne dieses und jenes Verhältnis zu zerstören oder zu verändern. Es muß daher der große Eidotter im ganzen gehärtet und nach der Härtung die Keimscheibe mit dem nächst angrenzenden Dotter zur weiteren Untersuchung mit dem Rasiermesser abgetrennt werden. Bei dem Studium der Oberfläche mit der Lupe sind aber an dem so gehärteten Ei wenig klar ausgeprägte, feinere Organisationsverhältnisse, an denen man sich über vorderen und hinteren Rand der Scheibe orientieren könnte, wahrzunehmen in der Zeit, die vor dem ersten Erscheinen des Primitivstreifens liegt. Das ist aber wieder ein großes Hindernis für die Anfertigung brauchbarer Schnittserien. Denn für das erfolgreiche Studium von Durchschnitten ist es wichtig, daß sie entweder genau in der Längs- oder in der Querrichtung durch den Keim hindurchgelegt sind.

Um dies trotzdem zu erreichen, haben DUVAL, NOWAK u. a. sich eines Kunstgriffes bedient. Für das Hühnerei kann man nämlich, ohne die Kalkschale zu öffnen, nach einer aus vielen Erfahrungen gezogenen Regel (KUPFFER, KOLLER, GERLACH, DUVAL) mit großer Wahrscheinlichkeit angeben, was für eine Lage der sich entwickelnde Embryo auf der Dotterkugel einnehmen wird. Wenn man ein Ei so vor sich hinlegt, daß der stumpfe Pol nach links, der spitze nach rechts sieht, so zerlegt eine die beiden Eipole verbindende Linie die Keimscheibe in eine dem Beobachter zugekehrte Hälfte, welche zum hinteren Ende des

Embryos wird, und in eine vordere, zum Kopfende sich entwickelnde Hälfte. Mit Rücksicht hierauf hat man an dem richtig orientierten Ei vorsichtig die Kalkschale von oben eröffnet und an der freigelegten Dotterkugel eine Marke nahe dem Rand der Keimscheibe angebracht, welcher nach der oben angegebenen Regel voraussichtlich der vordere oder hintere sein wird. Einfacher und bequemer als das Verfahren, welches Duval (L. K. III[9] 1878) empfohlen hat, ist das von Nowak benutzte. Nowak hat einen spitzen Igelstachel in die Dotterkugel in der Nähe des voraussichtlich hinteren Randes eingestochen, bei welcher Operation das Austreten von Dotter bei einiger Vorsicht vermieden werden kann. Hierauf hat er die Dotterkugel in physiologischer Kochsalzlösung vorsichtig von der Eiweißhülle befreit, in toto gehärtet, darauf den Dotterbezirk, der die Keimscheibe enthält, mit dem Rasiermesser so umschnitten, daß ein spitzwinkliges Dreieck entsteht, dessen Spitze nach der Igelnadel gerichtet ist. In dieser Weise läßt sich nach der Einbettung des Stückes in Paraffin bestimmen, ob die Schnittserie in der Längs- oder in der Querrichtung angefertigt wird.

Wie Oellacher, Duval (L. K. III[8], 1884, p. 30), Kölliker (A. L. II 1879), His (A. L. III[9] 1868, p. 12) und andere Forscher hervorheben, steht das unbebrütete Ei nicht immer auf gleichem Entwickelungsstadium, weil je nach der Temperatur, in der es sich nach der Ablage befindet, die Entwickelung entweder ganz zum Stillstand gebracht wird oder mehr oder minder verlangsamt fortschreiten kann. So kann es in warmen Sommermonaten oder in einem warmen Zimmer, in welchem es aufbewahrt wird, auch ohne Bebrütung weitere Veränderungen durchmachen. Außerdem scheinen aber auch noch andere Faktoren darauf hinzuwirken, daß die Befunde am unbebrüteten Ei so verschieden ausfallen. So glaubt His wohl nicht mit Unrecht (l. c. p. 12), daß die Zeitdauer, in welcher die Eier die verschiedenen Abschnitte des weiblichen Geschlechtsapparates durchwandern, sicherlich individuellen Schwankungen unterworfen ist, die sich auf mehrere Stunden belaufen mögen. Er erklärt hiermit die auffallende Erscheinung, daß er unter den letzten im Herbst gelegten Eiern solche fand, die in ihrer Entwickelung viel weiter vorgerückt waren als die Sommereier, da sie bereits ein vollständiges, vom oberen im Zusammenhang ablösbares unteres Keimblatt besaßen. Da sich am Ende der Legesaison die Eier in größeren Intervallen folgen, durchlaufen sie wahrscheinlich die Abschnitte des Ausführungsganges langsamer.

Bei auffallendem Licht betrachtet, erscheint die Keimscheibe als ein weißer Fleck von etwa $3^1/_2$ mm Durchmesser (Kölliker, Duval, 1884, p. 31). Er besteht, wie Duval angiebt, aus einem noch weißeren Randbezirk von der Form eines Ringes, der nach hinten zu ein wenig dichter als vorn ist und eine centrale Partie von etwas hellerer Farbe einschließt; endlich sieht man in der Mitte dieser Partie den Panderschen Kern durchschimmern, welcher gemäß seiner größeren Dichte den Anblick eines undurchsichtigen, weißen Körpers erzeugt, der unter der durchsichtigen centralen Partie der Keimhaut liegt. Alle diese Bilder sind im übrigen sehr wechselnd. Von vielen Forschern werden schon jetzt das hellere Centrum und der weniger durchsichtige, weiße Rand der Keimhaut als heller und dunkler Fruchthof (Area pellucida und A opaca) unterschieden, während Duval diese Bezeichnungen erst von einem vorgerückteren Stadium, wenn infolge der

Bebrütung sich in der Mitte unter der Keimhaut ein größerer, mit Flüssigkeit erfüllter Hohlraum gebildet hat, gelten lassen will.

Auf dem Durchschnitt untersucht, besteht die Keimhaut aus mehreren Zellenlagen, die sich in ihrer Beschaffenheit voneinander unterscheiden. Die an der Oberfläche angrenzenden Zellen sind zu einer festen Membran untereinander verbunden, sie sind kubisch oder cylindrisch und sind in dem mittleren Bezirk der Keimhaut durch einen feinen Spalt von den tieferen Zellenlagen getrennt, nach dem Randbezirk dagegen nicht scharf von ihnen abzugrenzen. Die darunter gelegenen Zellen zeigen ein minder beständiges Verhalten und verschiedene Form und Größe; viele sind kugelig; je mehr das Ei in der Entwickelung noch zurück ist, um so lockerer und unregelmäßiger liegen sie zusammen, in kleinen Gruppen und in Strängen, die eine Art Netzwerk bilden. In der Mitte der Scheibe ist die untere Schicht dünner und breitet sich über einer kleinen Höhle aus, die sie vom weißen Dotter des PANDER'schen Kernes trennt und Keimhöhle oder subgerminale Höhle (cavité sous-germinale DUVAL) heißt. In der Höhle finden sich vereinzelte größere und kleinere, runde Furchungskugeln, die zum Teil dem weißen Dotterboden aufliegen. Letzterer schließt eine Anzahl Kerne ein, die dem centralen Dottersyncytium VIRCHOW's angehören. Nach dem Randbezirk zu (Area opaca) wird die untere Schicht dicker und liegt unmittelbar dem weißen Dotter auf, in welchem ebenfalls Kerne eingestreut sind und das periphere Dottersyncytium (H. VIRCHOW) bilden. Den gesamten, etwas verdickten zelligen Rand der Keimhaut hat man Randwulst (GÖTTE), oder Keimwulst (KÖLLIKER A. L. II 1879, p. 66), (bourrelet blastodermique DUVAL, L. K. III[8] 1884, p. 30) genannt. Der Randwulst ist in dem Teil der Peripherie der Keimhaut, welcher dem späteren hinteren Ende des Embryos entspricht, nicht unerheblich dicker als im vorderen Umfang.

In dem unter der ganzen Keimhaut ausgebreiteten, weißen Dotter finden sich außer den schon besprochenen Kernen des Syncytiums sowohl central als peripher größere und kleinere, mit eiweißreicher Flüssigkeit erfüllte, einer Membran entbehrende Hohlräume, die Dottervakuolen von HIS; „sie sind als Zeichen der beginnenden Verflüssigung des Nahrungsdotters aufzufassen“ (KÖLLIKER).

Können die beiden oben beschriebenen Schichten der Keimhaut schon als äußeres und inneres Keimblatt aufgefaßt werden? REMAK hat dies zuerst gethan, und die meisten späteren Forscher sind seinem Beispiel gefolgt, während PANDER und C. E. v. BAER die Spaltung des Keimes in 2 Keimblätter erst auf ein späteres Stadium, einige Zeit nach Beginn der Bebrütung verlegt haben. Doch heben HIS, KÖLLIKER, DUVAL u. a. hervor, daß die nur unvollkommen vereinigten oder selbst noch ganz getrennten, tieferen Zellelemente vor der Bebrütung sich von dem späteren Zustand, in welchem sich eine einfache Lage fest zusammenhängender, abgeplatteter Zellen vorfindet, nicht unwesentlich unterscheiden. Um dies hervorzuheben, hat ihnen DUVAL den Namen eines „entoderme primitif“ (l. c. p. 33) gegeben mit der Bemerkung: „cet entoderme est encore mal différencié, présente à sa face inférieure des sphères de segmentation plus grosses que les autres cellules qui le composent, et il se dédoublera plus tard, au moins en certaines régions, en mésoderme et en entoderme proprement dit.“

Mir scheint es richtiger zu sein, von einem inneren Keimblatt erst von dem Zeitpunkt zu reden, wenn sich die zuvor locker verteilten und meist kugeligen Zellen zu einem wirklichen Blatt zusammengeordnet haben, wobei sie schüppchenartig werden. Zuweilen kann diese Umwandlung schon vor der Bebrütung ihren Anfang nehmen, in anderen Fällen ist sie ihre erste Folge. Wir meinen daher, daß die Hühnereier für gewöhnlich gleich nach der Ablage sich am Ende des Blastulastadiums befinden, daß die obere, fester gefügte Schicht kubischer Zellen der aus animalen Elementen zusammengesetzten Decke der Keimblase, der enge Spalt unter ihnen der Furchungs- resp. Keimblasenhöhle und die locker unter ihr und auf dem weißen Dotter liegenden, vegetativen Zellen dem Boden der Keimblase zu vergleichen sind. Wie aus diesem Stadium beim Hühnerei sich das innere Keimblatt entwickelt und inwieweit dieser Vorgang als eine Gastrulation aufgefaßt werden kann, ist eine noch strittige und schwer zu beantwortende Frage. Der objektive Befund, der sich einige Zeit, nachdem die Entwickelung des inneren Blattes begonnen hat, dem Beobachter auf Längs- und Querdurchschnitten darbietet, ist folgender:

Im hinteren Bereich des hellen Fruchthofes (Fig. 477 und 478) findet sich bald in geringerer, bald in größerer Ausdehnung unter der Lage kubischer oder cylindrischer Zellen, dem äußeren Keimblatt, durch einen scharfen Spalt von ihm getrennt, ein dünnes Häutchen abgeplatteter Zellen, welches dem Darmdrüsenblatt (Paraderm) der Reptilien entspricht. Zwischen ihm und dem Dotterboden liegen in der

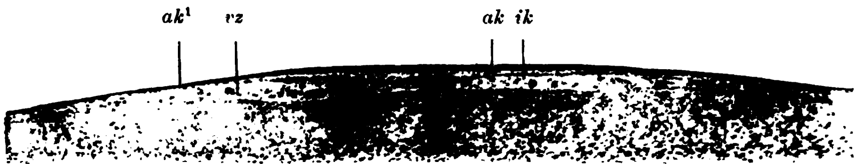


Fig. 477. Sagittaler Durchschnitt durch die Keimhaut eines Hühnchens einige Stunden nach Beginn der Bebrütung. *ak, ik* äußeres und inneres Keimblatt. *vz* isolierte vegetative Zellen. *ak*[1] Bezirk des äußeren Keimblattes, in dem das innere noch fehlt.

Urdarmhöhle zerstreut einzelne kugelige Embryonalzellen, darunter auch größere, dotterhaltige Kugeln, die Megasphären von His. Letztere haben nicht den Formwert einer Zelle, da Kerne auf keine Weise in ihnen sichtbar zu machen sind, wie von Gasser (L. K. III[8] 1884, p. 54) und anderen Beobachtern festgestellt worden ist. Sie sind daher nur vom darunter liegenden Dotter losgelöste, kugelige Ballen, die wohl allmählich zur Ernährung der Zellen der Keimblätter aufgebraucht werden. Auch im Raum zwischen den beiden Keimblättern kommen wenige vereinzelte Zellen vor. Wie sich an Längs-

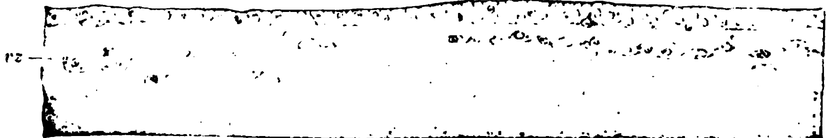


Fig. 478. Ein Stück der Keimhaut aus dem Bezirk, wo das innere Blatt mit freiem Rand aufhört, stärker vergrößert. *vz* vegetative Zellen.

schnitten feststellen läßt, hängt nach hinten zu das innere Blatt mit dem Randwulst zusammen, etwa der Gegend entsprechend, wo heller und dunkler Fruchthof ineinander übergehen, so daß von hier an die Unterscheidung zweier Keimblätter nicht mehr möglich ist. Nach vorn hört das untere Blatt mit freiem, unregelmäßigem Rand auf (Fig. 477 u. 478), so daß im vorderen Bereich des hellen Fruchthofes das Ektoderm sich unmittelbar über einer Höhle, die man als Keimblasenhöhle bezeichnen und nach hinten in die Urdarmhöhle verfolgen kann, bis zum vorderen Randwulst ausbreitet. Wie auf früheren Stadien liegen unter ihm und auf dem Dotterboden einzelne Embryonalzellen und Megasphären bald spärlicher, bald reichlicher zerstreut.

Entsprechende Verhältnisse lernt man auch durch Untersuchung einer Querschnittserie kennen; denn vorn findet man nur das Ektoderm über einer Keimhöhle, in welcher zerstreute Zellen liegen, im hinteren Bereich des Fruchthofes dagegen zwei deutlich gesonderte Blätter von der oben angegebenen Beschaffenheit. In einigen Fällen zeigte die Querschnittserie zu dieser Zeit kleine Einstülpungen und Rinnenbildungen des äußeren Keimblattes, namentlich in der Gegend, wo die zwei Blätter nach dem Rand zu zusammenhängen. In einem Falle nimmt die im Querschnitt zweimal getroffene, weil bogenförmige Rinne eine solche Lage ein, daß sie der von Koller beschriebenen Sichelrinne entsprechen könnte. Da der Befund nicht konstant ist, wage ich nicht zu entscheiden, ob er eine größere Bedeutung und was für eine er hat. Auf mehreren Längsschnitten bildet Koller auch rinnenförmige Einsenkungen des Ektoderms an der inneren Grenze des hinteren Randwulstes ab, in der Gegend, wo beide Keimblätter zusammenhängen. Desgleichen zeigen seine Figuren mit voller Deutlichkeit, wie das innere Blatt nach vorn in der oben von mir beschriebenen Weise mit freiem Rande aufhört. Ferner vergleiche man ein Querschnittsbild von Kupffer durch eine 12 Stunden bebrütete Hühnerkeimhaut mit eigentümlichen Rinnenbildungen und einem inneren Keimblatt, das nur in dem kleinen Bezirk, wo die Rinnen sich finden, entwickelt ist (L. K. III [8] 1882, Taf. IX, Fig. 10). Mit meiner Darstellung stimmen die Angaben von Schauinsland (A. L. III [8] 1899, p. 325) in seinem vorläufigen Bericht überein. Auch er findet nur im hinteren Teil der Keimhaut ein einschichtiges Entoderm von zusammenhängenden, platten Zellen, dagegen im vorderen Bezirk „nur locker neben- und übereinander liegende sternförmige (mesenchymatöse) Zellen".

Die Frage, in welcher Weise hat man sich das innere Blatt entstanden zu denken, ist nach den zur Zeit vorliegenden Untersuchungen schwer zu beantworten. Doch können wir wohl so viel sagen, daß die blattartige Anordnung der zuvor locker verteilten Zellen von dem hinteren Umfang des Randwulstes ausgeht, und zwar von seinem inneren Rand, wo der helle Fruchthof beginnt, und daß sie von hier allmählich nach vorn fortschreitet. Bei Untersuchung anderer Vogelarten wäre besonders darauf acht zu geben, ob diese Ursprungsstelle regelmäßiger als beim Hühnchen durch eine rinnenförmige Einsenkung gekennzeichnet ist. Die Ursprungsstelle ist wohl der Primitivplatte der Reptilien zu vergleichen, wie denn überhaupt die Befunde bei den Vögeln sich von den Befunden bei den Reptilien (vergl. Fig. 416—419) werden herleiten lassen. Die Ausbreitung des inneren Keimblattes mit seinen freien vorderen und seitlichen Rändern erinnert an das gleiche Verhältnis bei den Säugetieren. Wollen wir die ange-

deutete Bildungsweise des inneren Blattes eine Gastrulation nennen, was ich für statthaft halte, so ist jedenfalls der Vorgang, wie schon bei den Reptilien, ein stark modifizierter.

Ueber die Gastrulatiou des Vogeleies sind viele widersprechende Ansichten aufgestellt worden. Die ursprüngliche Lehre von Goette, Haeckel, Rauber, daß die untere Schicht sich wie bei Knochenfischen durch einem Umschlag vom Rand aus entwickele, ist unhaltbar geworden, da sich ein solcher Vorgang nicht beobachten läßt und da der Randwulst mit dem peripheren Dottersyncytium zu allen Zeiten fest verbunden ist. Die Darstellungen von Koller und Duval beruhen ohne Frage auf sehr gründlichen Untersuchungen, stimmen aber sowohl untereinander nicht überein, als auch haben sie in letzter Zeit vielfachen Widerspruch erfahren.

Nach der Darstellung von Koller ist am unbebrüteten Hühnerei (Fig. 479) die Grenze zwischen hellem (*hf*) und dunklem Fruchthof (*df*) (Keimring) nach vorn zackig und verwischt, in der hinteren Hälfte aber erscheint sie als eine scharfe Kontur (*s*). Hier zeichnet sich auch der innere Saum des Keimrings durch weißliche Färbung und Undurchsichtigkeit aus, was auf eine Wucherung der Zellen und dadurch hervorgerufene Verdickung zurückzuführen ist; er stellt eine halbmondförmige

Fig. 479.



Fig. 480.



Fig. 479. Die unbebrütete Keimscheibe eines Hühnereies, nach Kollee. *df*, *hf* dunkler, heller Fruchthof. *s* Sichel.

Fig. 480. Keimscheibe eines Hühnereies in den ersten Stunden der Bebrütung, nach Koller. *df*, *hf* dunkler, heller Fruchthof. *s* Sichel. *sk* Sichelknopf. *Es* Embryonalschild.

oder sichelförmige Figur dar (*s*). In den ersten Stunden der Bebrütung wird in der Sichel eine tiefe Furche, die Sichelrinne. bemerkbar, durch welche heller und dunkler Fruchthof am hinteren Ende der Keimscheibe noch schärfer voneinander gesondert sind. Außerdem bildet sich in der Mitte der Sichel eine Verdickung aus, der Sichelknopf (Fig. 480 *sk*), der erste Anfang des später zu besprechenden Primitivstreifens. Koller und Kupffer haben die Sichelrinne des Hühnchens dem Prostoma der Reptilien, dem Urmund niederer Wirbeltiere, verglichen; doch ist von anderer Seite das regelmäßige Auftreten der erwähnten Rinne und ihre Bedeutung in Frage gezogen worden.

Duval (L. K. III [8] 1884) läßt schon auf einem frühen Stadium des Furchungsprozesses in dem Keim der Vögel sich eine Furchungshöhle bilden in Form eines sehr schmalen Spaltes, durch welchen von den tieferen Zellen eine oberflächliche Lage abgetrennt wird, die sich später ins äußere Keimblatt umwandelt (Fig. 481). Wenn die Segmentation bis in eine gewisse Tiefe des weißen Dotterz vorgedrungen ist, bilden sich, vom hinteren Rand beginnend, Furchen in äquatorialer Richtung aus

und trennen die am tiefsten gelegenen Embryonalzellen vom weißen Dotter ab, in welchem einzelne Kerne zurückbleiben. Indem alle diese einzelnen Teilungsebenen zusammenfließen, erzeugen sie eine größere Spalte, über welcher die Scheibe der Embryonalzellen und unter welcher der Dotter mit freien Kernen liegt (Fig. 482). Duval erblickt in der Spalte das Homologon der Urdarmhöhle der Amphibien oder der Gastrulaeinstülpung niederer Wirbeltiere; er nennt sie Subgerminalhöhle (cavité

Fig. 481.

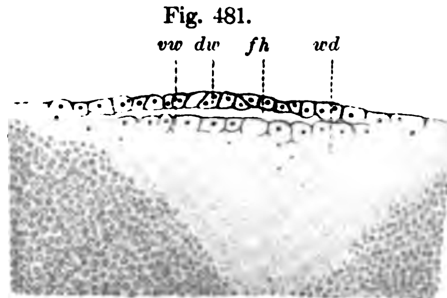


Fig. 482.

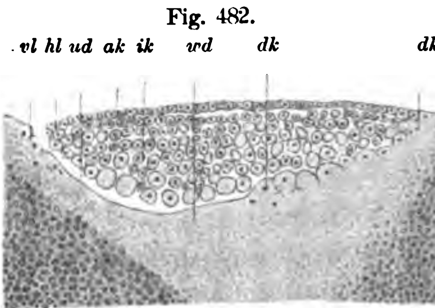


Fig. 481. Durchschnitt durch die Keimscheibe eines frisch gelegten, nicht befruchteten (?) Hühnereies, nach Duval. *fh* Furchungshöhle *wd* weißer Dotter. *vw* untere Zellschicht. *dw* obere Zellschicht der Keimblase.

Fig. 482. Längsschnitt durch die Keimscheibe eines nicht befruchteten (?) Eies vom Zeisig, nach Duval. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. *wd* weißer Dotter. *dk* Dotterkerne. *ud* Urdarm. *vl* vordere, *hl* hintere Lippe an der Einstülpungsstelle.

sous-germinale) und läßt sie sich in ähnlicher Weise wie am Ei der Knochenfische und Selachier von hinten nach vorn bilden. Am frisch gelegten Hühnerei ist daher der Gastrulationsprozeß nach Duval schon abgelaufen und sind schon 2 Keimblätter an ihm angelegt, ein Ektoderm und eine „masse entodermique primitive" oder wenn sie sich beim Weiterwachsen mehr in die Fläche ausgebreitet hat, ein „entoderme primitif"; durch den Zusatz „primitif" will Duval anzeigen, daß man es mit einer Lage zu thun hat, welche sich erst noch weiter in Mesoderm und definitives Entoderm zu sondern hat.

Der Darstellung Duval's war ich in meinem Lehrbuch längere Zeit gefolgt, halte sie aber jetzt nicht mehr für richtig und glaube, daß die in Fig. 482 am hinteren Rand der Keimhaut abgebildete Spalte zwischen Embryonalzellen und peripherem Dottersyncytium durch die Härtung oder beim Schneiden künstlich erzeugt ist und mit einer Gastrulation nichts zu thun hat. Auch von Kionka und Schauinsland sind Bedenken gegen die Angaben von Duval erhoben worden. Schauinsland (A. L. III [8] 1899, p. 326) erklärt: „Ich leugne ausdrücklich, daß die Bildung der beiden primären Keimblätter und die Entwickelung des Primitivstreifens sich auf die Weise vollzieht, wie Duval und Koller darstellen. Unter Tausenden von Keimscheiben der verschiedensten Vogelspecies habe ich auch nicht einmal etwas derartiges gefunden."

Zweite Phase der Gastrulation.

Wir beginnen mit den Veränderungen, die an der Oberfläche der bebrüteten Keimhaut wahrzunehmen sind und die sich um so leichter

verfolgen lassen, je länger die Bebrütung gedauert hat. Denn in demselben Maße läßt sich die Keimhaut ohne Verletzung vom Nahrungsdotter mit immer größerer Leichtigkeit abpräparieren, da in der Mitte unter ihr der weiße Dotter mehr und mehr verflüssigt und die subgerminale Höhle vergrößert wird, wenn auch niemals in dem Maße wie bei manchen Reptilien, z. B. den Schlangen. Eine zweite Folge dieser Veränderungen ist, daß an der abpräparierten Keimhaut der schon früher erwähnte helle und dunkle Fruchthof sich schärfer gegeneinander absetzen. Der erstere hat zuerst eine breit-ovale Form; später aber überwiegt der Längsdurchmesser immer mehr den breiten Durchmesser, und besonders nach hinten verlängert sich der helle Fruchthof in einen dünneren Fortsatz. Die wichtigsten Veränderungen aber spielen sich in seiner Mitte und in seiner hinteren Hälfte ab. — Ueber dieselben gebe ich einen Ueberblick nach photographisch aufgenommenen Oberflächenbildern (Fig. 483—486) verschieden weit ent-

Fig. 483.

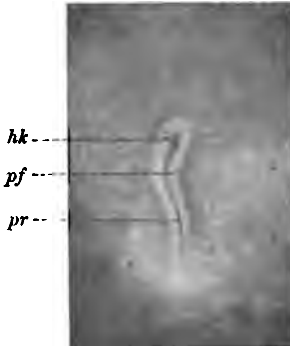


Fig. 484.

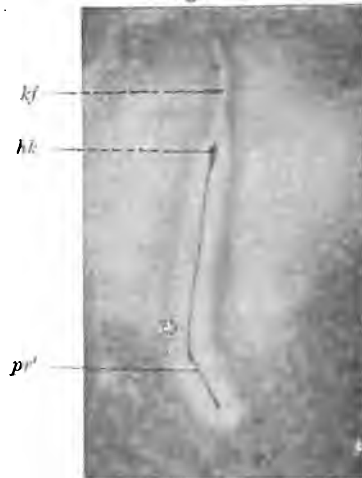


Fig. 483. Kurzer, in Bildung begriffener Primitivstreifen einer 8 Stunden bebrüteten Keimhaut vom Hühnchen. *hk* Hensen'scher Knoten am vorderen Ende des Primitivstreifens. *pf* Primitivfalten. *pr* Primitivrinne. Photogr. No. 36 des anat.-biol. Inst.

Fig. 484. Erheblich längerer Primitivstreifen mit kurzem Kopffortsatz einer 26 Stunden bebrüteten Keimhaut vom Hühnchen. *kf* Kopffortsatz. *hk* Hensen-scher Knoten. *pr'* hinterer seitwärts gekrümmter Teil der Primitivrinne. Photogr. No. 36 des anat.-biol. Inst.

wickelter Keimhäute des Hühnchens, die in ihrem normalen Zusammenhang mit der ganzen Dotterkugel gehärtet worden waren. Zur Ergänzung füge ich Abbildungen von Keimhäuten einiger anderer Vogelarten hinzu, welche vom Dotter abpräpariert, in durchfallendem Lichte gezeichnet und mir in liebenswürdiger Weise von Herrn Schauinsland für das Handbuch zur Verfügung gestellt worden sind (Fig. 487—492).

Von der 8.—14. Stunde der Bebrütung markiert sich mit größerer Deutlichkeit ein für die weitere Entwickelung außerordentlich wichtiges Organ, der Primitivstreifen (Achsenplatte von Remak) [Fig. 483] eine

in der Medianebene und in dem hinteren Bezirk des hellen Fruchthofes gelegene, streifenartige Trübung, die sich nach hinten etwas verbreitert und bis nahe an den Rand des dunklen Fruchthofes heranreicht.

Fig. 485.

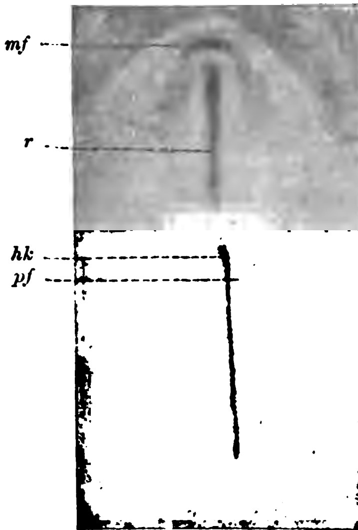


Fig. 486.

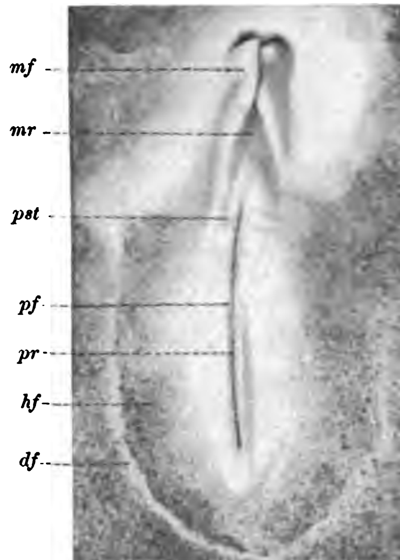


Fig. 485. Keimhaut des Hühnchens nach 33 Stunden Bebrütung. *hk* Hensenscher Knoten. *pf* Primitivfalte. *r* Rückenrinne. *mf* vordere Medullarfalte. Photogr. No. 38 des anat.-biol. Inst.

Fig. 486. Keimhaut des Hühnchens nach 36 Stunden Bebrütung. *mf* Medullarfalte. *mr* Medullarrinne. *pst* Primitivstreifen. *pf* Primitivfalten. *pr* Primitivrinne. *hf*, *df* heller, dunkler Fruchthof. Photogr. No. 29 des anat.-hist. Inst.

Fig. 487.

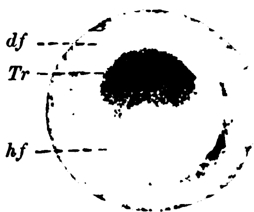


Fig. 488.

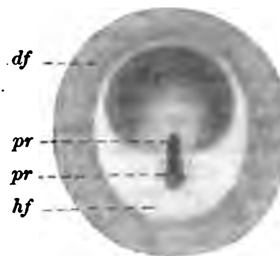


Fig. 487. Keimhaut vom Sperling mit Fruchthöfen (*df* und *hf*) vor Auftreten des Primitivstreifens, nach Schauinsland. Der dunkle Fleck (*Tr*) in der Area pellucida (*hf*) wird durch die Beschaffenheit des Entoderms hervorgerufen, das hier aus mehrschichtigen Lagen von losen Zellen besteht.

Fig. 488. Keimhaut vom Sperling mit wenig entwickeltem Primitivstreifen (*pr*), nach Schauinsland. *df*, *hf* dunkler, heller Fruchthof.

In diese erste Entstehung des Primitivstreifens gewähren uns auch einen Einblick die Figg. 487 und 488 vom Sperling und Fig. 489

und 490 von Haliplana. Die Keimhaut vom Sperling zeigt uns dabei eine Eigentümlichkeit, welche Schauinsland als besonders beachtens-

Fig. 489.

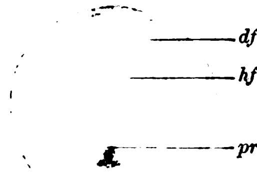


Fig. 490.

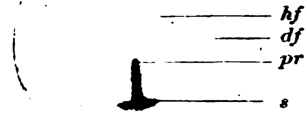


Fig. 489. Keimhaut von Haliplana mit dem frühesten Auftreten des Primitivstreifens (*pr*), nach Schauinsland. *df*, *hf* dunkler, heller Fruchthof.

Fig. 490. Keimhaut von Haliplana mit weiter entwickeltem Primitivstreifen (*pr*), nach Schauinseand. *s* sichelförmige Verbreiterung von *pr*. *hf*, *df* dunkler, heller Fruchthof.

Fig. 491.

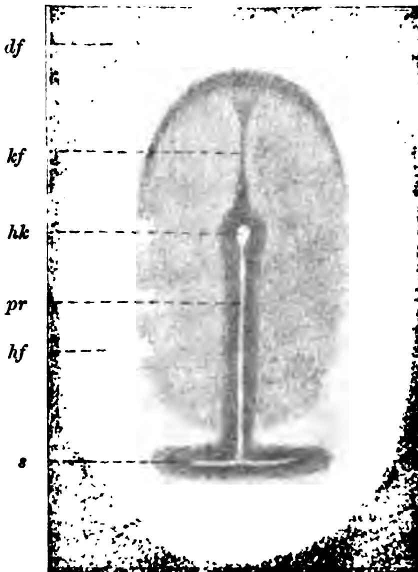


Fig. 492.

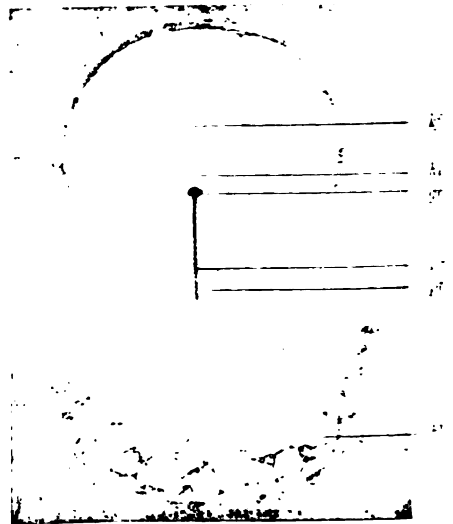


Fig. 491. Keimhaut vom Sperling mit weit entwickelter Primitivrinne (*pr*). Sichelrinne (*s*), Hensen'schem Knoten mit tiefer Einstülpung (*hk*) und Kopffortsatz (*kf*), nach Schauinsland. *s* Sichel. *df*, *hf* dunkler, heller Fruchthof.

Fig. 492. Keimhaut von Diomedea mit Primitivrinne (*pr*), Hensen'schem Knoten (*hk*) mit tiefer Einsenkung (*gr*), Kopffortsatz (*kf*), nach Schauinsland. *pf* Primitivfalten. *bl* Blutgefäße.

wert beschrieben hat. Der Primitivstreifen (*pr*) entwickelt sich hier nämlich im Bereich des hellen Fruchthofes selbst (Fig. 488) und nicht, wie es vom Hühnchen und auch sonst stets angegeben wird, an der hinteren Grenze des hellen Fruchthofes, am Uebergang in den dunklen Hof, wo er bei Haliplana (Fig. 490) eine sichelförmige Verbreiterung (*s*) darbietet.

Bis zum Ende des 1. Brüttages nimmt der Primitivstreifen an Deutlichkeit und auch an Länge, die etwa 2 mm erreicht, zu, und dabei tritt in seiner Mitte eine feine Furche auf, die Primitivrinne, die in seiner vorderen Hälfte tiefer als nach hinten ist (Fig. 484, 491, 491 *pr*). Sie wird eingesäumt von den schmalen, nur wenig über die Oberfläche vortretenden Primitivfalten (Fig. 484 und 492 *pf*). Selten ist das axiale Embryonalgebilde ganz gerade gestreckt, meist ist es etwas gebogen: namentlich häufig ist sein hinteres Ende etwas zur Seite gekrümmt (Fig. 484 *pr'*), zuweilen auch in 2 kurze divergierende Aeste gespalten. Das vordere Ende des Primitivstreifens soll als Knoten (*hk*) bezeichnet werden, da es besonders an älteren Keimhäuten (Fig. 484, 485, 491 und 492) eine kleine, nach außen hügelig vorspringende Verdickung darbietet, an welcher die Primitivrinne ihre größte grubenartige Vertiefung zeigt (Fig. 491 und 492 *gr*). Die Stelle ist morphologisch besonders wichtig, wie das Studium von Quer- und Längsschnitten lehren wird. Sie entspricht dem Hensen'schen Knoten in der Keimhaut der Säugetiere. Besser als beim Hühnchen ist die Grube nach den Angaben von Schauinsland bei einigen anderen Vogelarten ausgeprägt, wie beim Sperling (Fig. 491), bei Diomedea (Fig. 492) und anderen.

Eine neue wichtige Veränderung vollzieht sich beim Hühnchen (Fig. 484) in der 16.—24. Stunde der Bebrütung. Vor dem Knoten in der Verlängerung der Primitivrinne nach vorn wird ein kurzer, dichterer Streifen (Fig. 484 *kf*) bemerkbar. „Er erscheint — bemerkt Kölliker (A. L. II 1879, p. 107) — als ein vorderer Anhang des Primitivstreifens und soll der Kopffortsatz desselben heißen.“ Er ragt halbierend in den Bezirk der Area pellucida hinein, den Duval als die Zone tergale unterscheidet. Das Stadium des Kopffortsatzes zeigen auch die Abbildungen vom Sperling und von Diomedea (Fig. 491 und 492 *kf*).

Auf einem noch späteren Stadium, am Ende des 1. und am Anfang des 2. Tages erfährt die Zone tergale eine noch schärfere Gliederung (Fig. 485); es erscheint ein wenig hinter der Grenze des dunklen Fruchthofes eine halbmondförmige Rinne (Fig. 485 *mf*) mit nach hinten gerichteter Konkavität, eine Rinne, durch welche sich das Kopfende der Embryonalanlage abgrenzt; ferner ist jetzt auch im vorderen Bezirk eine ihn halbierende, in der Achse verlaufende Furche (*r*) wahrnehmbar, die nach dem Knoten (*hk*) der Keimhaut zu gerichtet ist; vorn ist sie tiefer, nach hinten verstreicht sie. Sie halbiert die Medullarplatte, die jetzt im äußeren Keimblatt in Ausbildung begriffen ist. Ich bezeichne sie als Rückenrinne (*r*), wie sie denn dem gleichnamigen Gebilde bei den Amphibien ihrer Lage nach genau entspricht. Auf diesem Stadium bietet die Keimhaut einen Anblick dar, als ob sich 2 hintereinander gelegene Primitivstreifen auf ihr entwickelt hätten. Rücken- und Primitivrinne liegen gewöhnlich nicht in einer geraden Linie hintereinander, sondern so, daß das hintere Ende der ersteren vor dem Knoten etwas zur Seite weicht.

Schon Rabl (L. K. III[1] 1889, p. 133) hat auf diese von mir häufig beobachtete Asymmetrie aufmerksam gemacht. „Wir finden nämlich“, bemerkt er, „daß die Mittellinie der hinteren Hälfte der Keimscheibe, also desjenigen Teiles, der den Primitivstreifen trägt, nicht der Mittellinie der vorderen Hälfte, welche den Kopffortsatz einschließt, entspricht. Es setzt sich also die Rückenrinne auch nicht einfach in die

Primitivrinne fort, sondern diese beginnt etwas nach links von der hinteren Verlängerung der Mitte des Bodens der Rückenrinne.“ (Vgl. auch Kölliker [A. L. II 1879, Fig. 29].)

Die letzte hier zu erwähnende Veränderung endlich wird dadurch hervorgerufen, daß die Ränder der Medullarplatte (Fig. 486) sich als Wülste (*mf*) zu beiden Seiten der Rückenfläche erheben und so die viel breitere Nerven- oder Medullarrinne (*mr*) umsäumen. Die Erhebung beginnt vorn am Kopfende, schreitet nach hinten weiter fort und faßt, wenn sie in der Gegend der Primitivrinne angelangt ist, das vordere Ende derselben und den Knoten zwischen sich (Fig. 486).

Während aller dieser Veränderungen hat sich natürlich die Keimhaut auf dem Dotter in der Fläche sehr stark ausgedehnt, und ist auch der helle Fruchthof erheblich größer als am Anfang der Bebrütung geworden, auch hat er sich mehr in der Längsachse gestreckt und die Form einer Birne angenommen, deren spitzes Ende nach hinten gerichtet ist.

Als eine nebensächliche Bildung sei noch erwähnt, daß sich in der Primitivrinne zuweilen reihenförmig hintereinander angeordnete Dotterkügelchen vorfinden. Sie bilden eine Art von Faden, den schon v. Baer gesehen und für die Chorda gehalten hat. Dursy hat (L. K. III[8] 1867, p. 35) diese irrtümliche Deutung aufklärend, den Namen Achsenfaden des Primitivstreifens (filament epiaxial, Duval) eingeführt und von ihm erwähnt, daß er bei durchfallendem Licht durch seine Dunkelheit, bei auffallendem durch seine blendende Weise hervorsteche.

Zur Untersuchung von Schnittserien übergehend wollen wir 2 Stadien unterscheiden, 1) die Entwickelung des Primitivstreifens, 2) das Stadium seiner vollen Ausbildung mit Primitivrinne und Kopffortsatz.

Erstes Stadium. Querdurchschnitte durch Keimhäute, in denen sich die Anlage des Primitivstreifens als eine axiale Trübung bemerklich macht, lehren, daß die Trübung einzig und allein durch eine lebhafte Zellenwucherung im äußeren Keimblatt, die längs der axialen Linie stattfindet, hervorgerufen wird. In einem bestimmten Bezirk beobachtet man sehr zahlreiche Kernteilungsfiguren. Während seitwärts von der Wucherung das Entoderm, wie im gesamten Bereich des Embryonalschildes, aus Cylinderzellen besteht, ist es längs der Mittellinie (Fig. 493 und 494) mehrschichtig geworden, und zwar so, daß

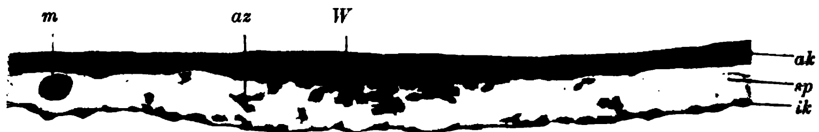


Fig. 493. Querschnitt durch den Primitivstreifen einer Keimhaut des Hühnchens in der ersten Zeit seines Auftretens. *W* Wucherung im äußeren Keimblatt. *az* amöboide, auswandernde Entodermzellen. *m* Megasphären. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. *sp* Spalt zwischen beiden.

eine über die untere Fläche nach dem Entoderm zu vorspringende Leiste entstanden ist. Es scheiden nämlich die infolge der Wucherung neugebildeten Elemente aus dem Niveau des äußeren Keimblattes aus und treten, wie sich aus der Form der Zellen schließen läßt, durch

amöboide Bewegung (Fig. 493 *az*) in den Spaltraum (*sp*) zwischen den beiden Grenzblättern hinein. Denn die Zellen liegen jetzt viel lockerer als im Gefüge des Ektoderms nebeneinander, haben eine rundliche oder polygonale Form angenommen und sind zum großen Teil mit kurzen amöboiden Fortsätzen versehen. An dem Wucherungsprozeß ist das innere Keimblatt (*ik*) nicht in der geringsten Weise beteiligt. Bei Durchmusterung der Querschnitt-

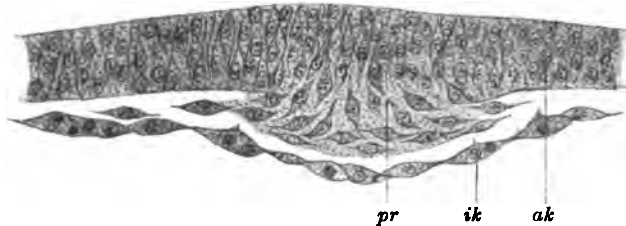


Fig. 494. Querschnitt durch die Mitte des Primitivstreifens der in Fig. 487 abgebildeten Keimhaut des Sperlings, nach SCHAUINSLAND.

serien sieht man von der Wucherung, die den Primitivstreifen hervorruft, das Darmdrüsenblatt (*ik*), eine einfache Lage außerordentlich abgeplatteter Elemente, die wie Endothelien aussehen, überall durch einen Spalt auf das deutlichste gesondert. In dieser Beziehung besteht eine vollständige Uebereinstimmung in der ersten Anlage zwischen dem Mesodermsäckchen der Reptilien (Fig. 428, 429) und dem Primitivstreifen der Vögel, mit welchem wieder, wie sich später zeigen wird, der Primitivstreifen der Säugetiere übereinstimmt. An Längsschnitten durch junge Primitivstreifen läßt sich ferner leicht feststellen, daß die Wucherung von seinem vorderen bis hinteren Ende in ganzer Länge erfolgt und daß dabei die Zellen aus dem äußeren Keimblatt haufenweise austreten.

Wie ferner die Untersuchung etwas älterer Stadien lehrt, breitet

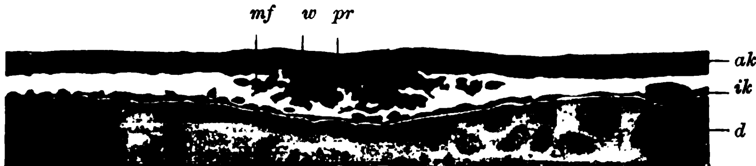


Fig. 495 A. Querschnitt durch den Primitivstreifen einer Keimhaut des Hühnchens nach 10 Stunden Bebrütung. Photogr. No. 27[7] des anat.-biol. Inst. *mf* Mesodermflügel. *pr* Primitivrinne. *w* Zellwucherung. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. *d* Dotter.

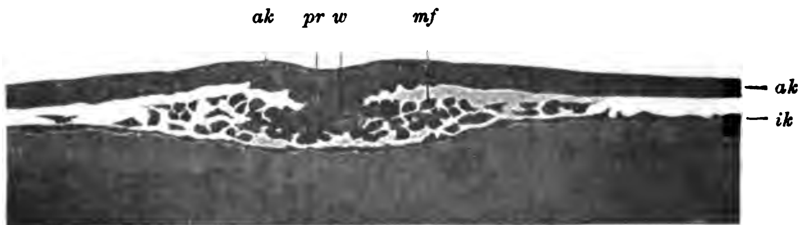


Fig. 495 B. Querschnitt durch einen etwas weiter als in Fig. 495A entwickelten Primitivstreifen einer Keimhaut des Hühnchens, gleichfalls nach 10 Stunden Bebrütung. Photogr. No. 41[11] des anat.-biol. Inst. Bezeichnung wie Fig. 495A.

sich die längs eines ziemlich schmalen Streifens aus dem Ektoderm entstandene Zellenmasse später nach beiden Seiten hin in dem Spaltraum zwischen den beiden Grenzblättern aus (Fig. 494 und 495). Auf diese Weise kommen, wie bei dem Mesodermsäckchen der Reptilien (Fig. 444), zwei flügelartige Fortsätze (*mf*) zu stande, die zu beiden Seiten vom Primitivstreifen (*pr*) breit entspringen, sich nach dem Rande zu verschmälern und schließlich in eine einfache Zellenlage auslaufen. Es sind die Anlagen der mittleren Keimblätter. Von ihrem centralen Ursprung aus breiten sie sich immer weiter in der Peripherie aus, je ältere Stadien man untersucht. So erreichen sie schließlich, wenn wir dem nächsten Abschnitt schon vorgreifen, bei ihrer peripheren Ausbreitung die Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthof und breiten sich von da ab im Bereich des letzteren noch weiter aus, immer in einen dünnen Rand auslaufend.

Die Entwickelung des mittleren Keimblattes erfolgt demnach, wie das Studium der Schnittserien auf das klarste lehrt, einzig und allein durch eine Wucherung, die längs eines Streifens vom Ektoderm ausgeht und in den Spaltraum zwischen den Grenzblättern eindringt, sowie durch eine weitere Vermehrung dieser ausgeschiedenen Zellen. Eine Beteiligung des inneren Keimblattes durch Abspaltung von Zellen oder eine Abspaltung aus noch anderen peripheren Bezirken des äußeren Blattes kann für die Vögel ebensogut wie für die Reptilien als ausgeschlossen gelten. Allerdings liegen im Spaltraum zwischen den Grenzblättern noch von der frühesten Zeit der Keimblattentwickelung her einzelne kugelige Zellen, sowie runde kernlose Dotterkugeln (Fig. 493 *m*) zerstreut. Letztere werden zur Ernährung der Zellen wohl aufgebraucht. Erstere sind an Zahl so unbedeutend, daß sie bei der Frage kaum ins Gewicht fallen (vgl. hierüber auch Kölliker, A. L. II 1879, p. 97). Somit können wir die von Kölliker zuerst begründete Lehre, daß das ganze Mesoderm vom Primitivstreifen abstammt und ganz und gar ein Erzeugnis des äußeren Keimblattes ist, in vollem Umfang bestätigen.

Ein historischer Rückblick auf die Lehre von der Entwickelung des mittleren Keimblattes gewährt, wie His sich ausdrückt (1877, p. 178)[1]) den Anblick eines schwer zu entwirrenden Chaos; besonders gilt dies für die bei Untersuchung des Hühnchens gewonnenen Ergebnisse. Die ältere Ansicht von Remak, daß sich das mittlere Keimblatt durch Abspaltung vom primären inneren, bereits am frisch gelegten Hühnerei vorhandenen Keimblatt entwickele, war lange Zeit die vorherrschende. Sie wurde im allgemeinen von Oellacher, His, Goette u. a. geteilt, aber dabei in dieser und jener Weise etwas modifiziert. Einen neuen Gedanken, der aber von den thatsächlichen Verhältnissen weit abweicht, führten Peremeschko (1868) und Stricker (1866) aus. Von der richtigen Beobachtung ausgehend, daß die embryonalen Zellen amöboide Bewegungen ausführen können, lehrten sie, daß das mittlere Keimblatt sich aus Zellen bilde, die, ursprünglich am Boden der Keimhöhle gelegen, vom Rande der Keimscheibe her zwischen die Keimblätter einwandern. Goette (1874, p. 169) bestreitet durchaus eine Teilnahme des oberen Keimblattes an der Bildung des mittleren und sucht in mechanischer Weise das Zustandekommen des Primitivstreifens durch eine Zusammenschiebung von Zellen, die vom Rande aus nach der Mitte einwandern, zu erklären.

1) Die den Autoren beigefügten Jahreszahlen beziehen sich, wenn es nicht anders angegeben ist, auf L. K. III[8].

Erst von KÖLLIKER (A. L. II 1879, p. 92) wurde eine richtige Darstellung des Sachverhaltes gegeben, die in KOLLER's Arbeiten eine Bestätigung fand und der ich in meinem Lehrbuch beigetreten bin, wobei ich zugleich ausführte, wie sich das Einwachsen des mittleren Keimblattes von der Primitivrinne, dem Urmund, aus mit den Verhältnissen bei anderen Wirbeltieren gemäß der Cölomtheorie in Einklang bringen ließ. Von anderer Seite erfuhr die Darstellung KÖLLIKER's mehrfach auch Widerspruch, so von HIS (1877, p. 172), der das Vorhandensein einer selbständigen, aller Gestaltung vorausgehenden Mesodermanlage für eine unanfechtbare Thatsache erklärte und KÖLLIKER's Lehre darauf zurückführte, daß er zu späte Stadien untersucht habe. Im allgemeinen aber wurde bei erneuten Untersuchungen immer häufiger bestätigt, daß der Primitivstreifen der Hauptort ist, von wo aus sich das mittlere Keimblatt anlegt, und es wurde nur darüber gestritten, ob dasselbe nicht auch noch von anderen Stellen einen Zuwachs erfahre. Da bald nach seiner Entstehung mit dem Primitivstreifen auch das innere Keimblatt eine Strecke weit verschmolzen ist, so sollte das letztere auch durch Abgabe von Zellen zu seinem Wachstum beitragen. Eine solche gemischte Entstehung aus Zellen der beiden primären Keimblätter glaubten aus verschiedenen Gründen DUVAL (1878, 1884), BALFOUR und DEIGTHON (1882), GASSER (1878), ZUMSTEIN (1887) annehmen zu müssen. DUVAL faßt seine Ansicht in den Satz zusammen: „Cette disposition permet de penser que le feuillet moyen se forme par de processus différents dans chacune de ces régions: dans la zona tergale il proviendrait du feuillet interne, dans la région de la ligne primitive il proviendrait du feuillet externe etc.“ In ähnlicher Weise äußern sich BALFOUR und DEIGTHON (1882): „The first part of the mesoblast to be formed is that which arises in connection with the primitive streak. This part is in the main formed by a proliferation from an axial strip of the epiblast along the line of the primitive streak, but in part also from a simultaneous differentiation of hypoblast cells also along the axial line of the primitive streak. The second part of the mesoblast to be formed is that which gives rise to the lateral plates of mesoblast of the head and trunk of the embryo. This part appears as two plates, which arise by direct differentiation from the hypoblast in front of the primitive streak.“

Außer einem axialen Ursprung im Primitivstreifen unter Beteiligung von Elementen des Ektoderms und Entoderms nehmen GASSER (1878) und ZUMSTEIN (1887) auch noch peripherische Anlagen sowohl im Bereich des hellen als des dunklen Fruchthofes an. Hiergegen hat sich RABL (L. K. III[1] 1889) in seiner Theorie des Mesoderms mit derselben Entschiedenheit wie KÖLLIKER ausgesprochen. „Außer im Kopffortsatz und im Primitivstreifen findet er nirgends eine Verbindung des Mesoderms mit den primären Blättern: an der Peripherie hört das Mesoderm mit scharfem Rande zwischen Ektoderm und Entoderm auf“ (1889, p. 135). „Gerade in der Peripherie der Area pellucida, an der Grenze gegen die Area opaca, nehmen die Entodermzellen Charaktere an, durch welche sie sich sehr scharf von den über ihnen hinwegziehenden Mesodermzellen unterscheiden. Die andere Angabe GASSER's, daß auch aus dem Keimwall neue Mesodermelemente entstehen, beruht allem Anschein nach auf einer Verwechselung der ersten Blutanlagen mit Mesodermzellen“ (l. c. p. 137). Nach den Forschern, die sich zuletzt mit dem Gegenstand beschäftigt haben, SCHAUINSLAND (1899) und NOWAK (1902), entsteht das Mesoderm einzig und allein durch Wucherung des Ektoderms vom

Primitivstreifen aus, der bei einigen Vogelarten, wie bei Fregatta aquila, mehr die Form einer Platte hat, „und zwar ohne jede Beteiligung des Entoderms“ (Schauinsland, A. L. III[8] 1899, p. 325).

Zweites Stadium. Eine weit größere Uebereinstimmung der verschiedenen Forscher herrscht über die Ergebnisse der Querschnittserien durch den fertig entwickelten Primitivstreifen mit gut ausgeprägter Primitivrinne und einem Kopffortsatz. Namentlich kann ich durch neu ausgeführte und auf ein großes Material basierte Untersuchungen Punkt für Punkt die Figuren und die Darstellung von Rabl (L. K. III[1] 1889) und Schauinsland (A. L. III[8] 1899) bestätigen. Beginnen wir mit dem wichtigsten Punkt, mit dem Knoten (*hk*) der Keimhaut (Fig. 497, 500, 502B), von welchem aus wir die Schnittserien einmal nach hinten und zweitens nach vorn verfolgen wollen. Am Knoten hängen alle 3 Keimblätter auf das innigste untereinander zusammen. Das innere Keimblatt, welches seitlich durch einen deutlichen Spalt als einfache Lage endothelartiger Zellen vom Mesoderm scharf abgegrenzt ist, läßt im Bereich des Knotens eine Abgrenzung nicht mehr erkennen. Da es auf frühen Stadien, wie sicher festgestellt ist, in ganzer Ausdehnung isoliert war, muß nachträglich sich eine Verbindung an der beschränkten Stelle ausgebildet haben. So bemerkt auch Schauinsland (l. c. 1899, p. 325): „Erst später kann eine Verschmelzung des Primitivstreifens mit dem Entoderm statt-

Fig. 496.

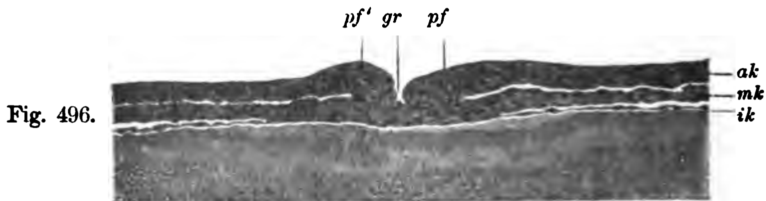


Fig. 497.

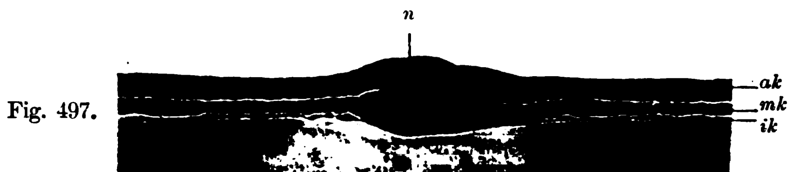


Fig. 498.

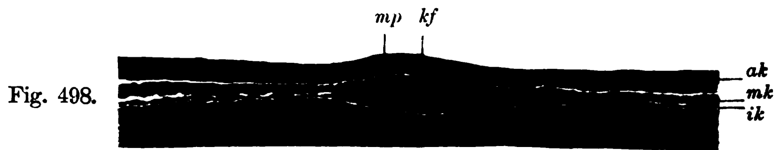


Fig. 496—498. Querschnitte durch Primitivstreifen und Kopffortsatz einer Hühnerkeimhaut nach 26 Stunden Bebrütung. Photogr. No. 30 des anat.-biol. Instituts.

Fig. 496. Schnitt dicht hinter dem Knoten durch die Primitivgrube.

Fig. 497. Schnitt durch den Knoten.

Fig. 498. Schnitt dicht vor dem Knoten durch den Anfang des Kopffortsatzes.

ak, mk, ik äußeres, mittleres, inneres Keimblatt. *gr* Primitivgrube. *pf* Primitivfalte. *pf'* weiter vorspringende, die Asymmetrie des Knotens bedingende Primitivfalte. *kf* Kopffortsatz. *mp* Medullarplatte. *n* Naht.

finden. Die Zeit des ersten Auftretens dieser Verlötung und die Dauer derselben ist verschieden, je nach der Vogelart, zeigt aber auch individuelle Schwankungen." Das Ektoderm, das hier wieder viele Kernteilungsfiguren enthält, geht gleichfalls nach unten in das Mesoderm über und zeigt in der schrägen Stellung der Zellen eine Anordnung, als ob zwei Faltenränder (Fig. 500 *pf* u. *pf'*), an denen ein Umschlag stattfindet, im Knoten zusammengetroffen und verschmolzen wären. Ferner bildet es an dieser Stelle nach außen einen hügeligen Vorsprung, der, wie schon von RABL hervorgehoben worden ist, von der Symmetrieebene nach einer Seite etwas abweicht und zugleich stärker nach außen hervortritt (Fig. 497, 500, 502B). Es kommt so

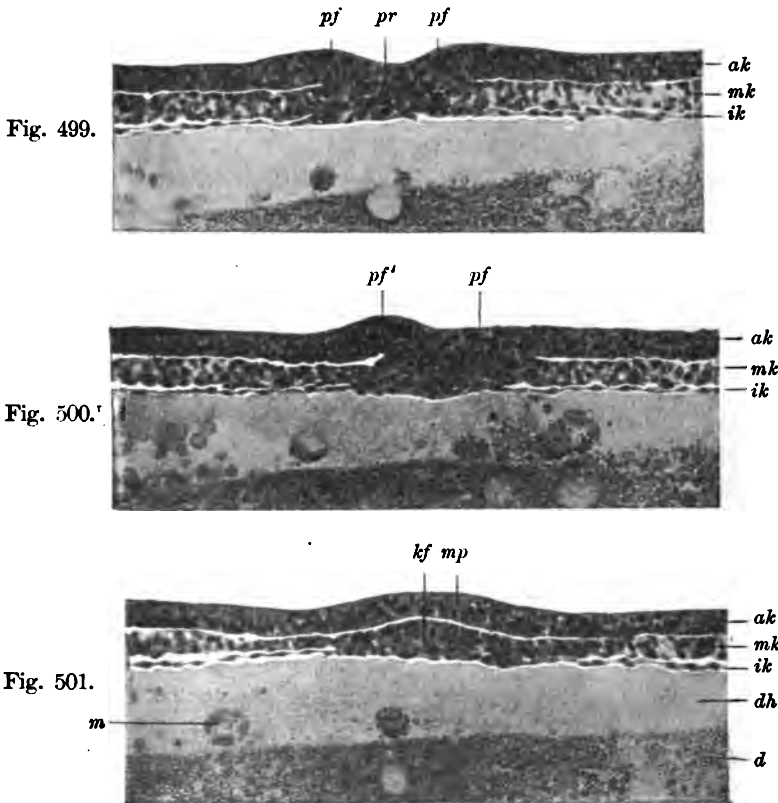


Fig. 499—501. Querschnitte durch Primitivstreifen und Kopffortsatz einer Hühnerkeimhaut nach 21 Stunden Bebrütung. Photogr. No. 40 des anat.-biol. Instituts.
Fig. 499. Schnitt hinter dem Knoten durch den Anfang der Primitivrinne.
Fig. 500. Schnitt durch den HENSEN'schen Knoten.
Fig. 501. Schnitt dicht vor dem Knoten durch den Kopffortsatz.
Bezeichnungen wie bei Fig. 496—498. *pr* Primitivrinne.

ein deutlich asymmetrisches Verhältnis zu stande, das fast an allen Schnittserien in ähnlicher Weise wiederkehrt und daher von Konstanz zu sein scheint. Hiermit hängt auch das bei der Flächenbetrachtung schon beschriebene Verhalten (Fig. 485 u. p. 865) zusammen, daß Rückenrinne und Primitivrinne, die am Knoten zusammentreffen und

durch ihn unterbrochen werden, nicht in einer geraden Linie hintereinander liegen. Wenn unsere Deutung, daß am Primitivknoten zwei Falten verschmolzen sind, richtig ist, so läßt sich die Asymmetrie in der Weise erklären, daß die eine Falte (*pf'*) etwas stärker nach außen hervortritt und sich über die andere (*pf*) bei der Nahtbildung ein wenig herüberschiebt.

Verfolgt man die Schnittserie nach hinten, so kommt man bald in das Bereich der Primitivgrube, die hinter dem Knoten ihre größte Tiefe erreicht (Fig. 496, 499, 502 A), so daß jetzt in der That zwei Falten (*pf* u. *pf'*) entstanden sind, an denen sich das äußere Keim-

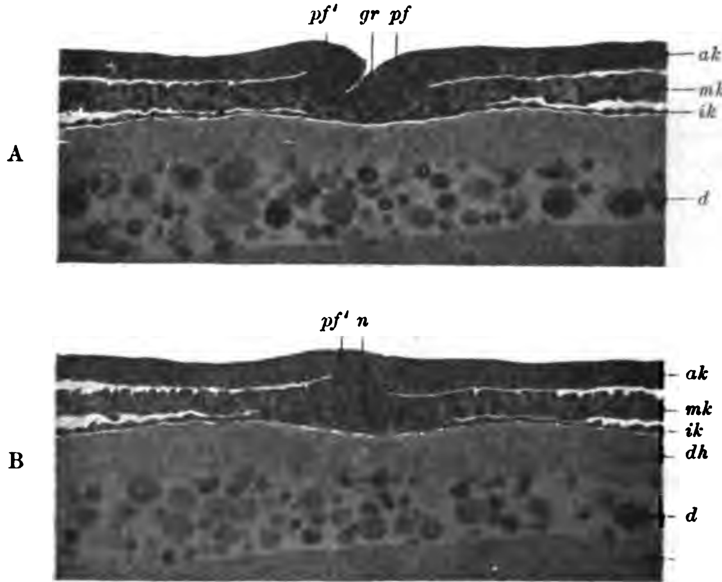


Fig. 502 A u. B. Zwei Querschnitte durch die Primitivgrube und den Knoten des Primitivstreifens einer Hühnerkeimhaut nach 33 Stunden Bebrütung. Photogr. No. 33 des anat.-biol. Instituts. *n* Naht im Knoten. *dh* Darmhöhle. *d* Dotter. *pr* Primitivrinne. Andere Bezeichnungen wie in Fig. 498.

blatt in die Zellenmasse des Primitivstreifens, welche den Grund der Rinne bildet, umschlägt. Wie am Knoten, sind auch hier Entoderm und Mesoderm nicht voneinander zu sondern, während seitwärts davon alle 3 Keimblätter durch einen Spalt getrennt sind. An einer Schnittserie drang von der Primitivgrube aus ein kleiner, enger Blindsack nach vorn in den Knoten hinein; er entspricht, wenn wir einen Vergleich mit den Säugetieren anstellen, dem Anfang eines rudimentären Chordakanals oder dem Hohlraum im Mesodermsäckchen der Reptilien, allerdings in einem außerordentlich reduzierten Maßstabe.

Viel besser als beim Huhn, wo ich sie nur selten getroffen habe, ist die Primitivgrube und ihre nach vorn gerichtete Fortsetzung nach den Untersuchungen von Schauinsland (l. c. 1899, p. 326) bei einigen Vögeln, Diomedea [Fig. 506—508], Puffinus, Sula [Fig. 503—505], Haliplana etc., ja selbst beim Star und Sperling entwickelt. Die Grube auf dem Knoten ist stark vertieft (Fig. 504, 506, 507) und ragt in den später zu besprechenden Kopffortsatz (Fig. 503—508)

als enges Röhrchen hinein, das von SCHAUINSLAND einem rudimentären Urdarm und dem Chordakanal der Säugetiere mit Recht verglichen wird. Die Grube bleibt in diesen Fällen lange bestehen und

Fig. 503.

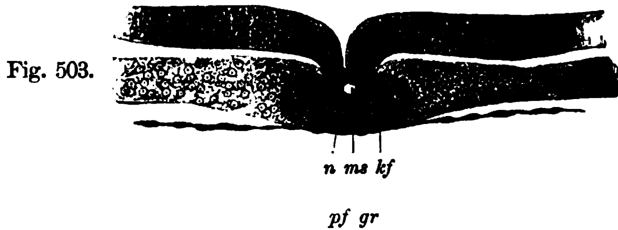


Fig. 504.

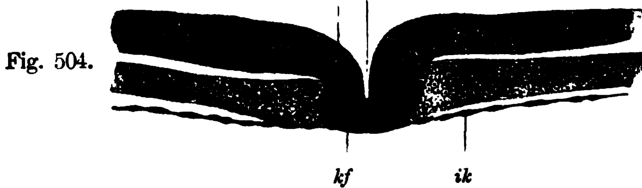


Fig. 503 u. 504. Zwei aufeinander folgende Schnitte durch das vorderste Ende des Primitivstreifens von Sula cyanops. Nach SCHAUINSLAND.
pf, gr, ms, kf, n wie in Fig. 506—508.

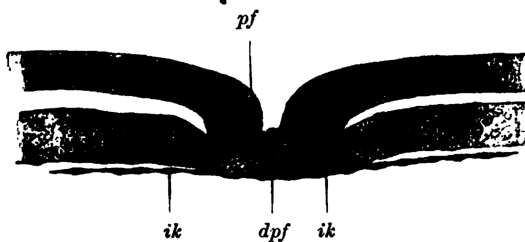


Fig. 505. Schnitt durch die Mitte des Primitivstreifens, welchem auch die Schnitte der Figuren 503 u. 504 angehören, von Sula cyanops. Nach SCHAUINSLAND. *pf* Primitivfalte. *dpf* Dotterpfropf. *ik* inneres Keimblatt.

ist ohne Unterbrechung in allen Entwickelungsstadien, selbst wenn sich die Medullarwülste über sie zusammenfalten, deutlich zu beobachten bis zur Entstehung des neurenterischen Kanals. Die Bilder sprechen auch wieder für die Ansicht, daß am Knoten eine Nahtbildung zwischen den beiden Primitivfalten zu stande kommt und daß dadurch auch der dem Chordakanal vergleichbare Hohlraum entsteht.

Dasselbe Querschnittsbild, wie unmittelbar hinter dem Knoten, kehrt in ähnlicher Weise im ganzen vorderen Bereich des Primitivstreifens wieder, abgesehen davon, daß die Rinne sich etwas verflacht. Weiter nach hinten ändert sich das Bild. Das untere Keimblatt läßt sich von jetzt ab bis zum Ende des Primitivstreifens auch unter ihm als isolierte Schicht abgrenzen (Fig. 505 *ik*), während Mesoderm und Ektoderm ihren früheren Zusammenhang auch noch weiter bewahren. Im Vergleich zu vorn ist an den meisten der untersuchten Keimhäute der Primitivstreifen in seiner hinteren Hälfte breiter, Ektoderm und Mesoderm sind in größerer Ausdehnung untereinander verschmolzen, d. h. die Wucherungszone im Ektoderm ist eine ansehnlichere. Erst

hinter dem Primitivstreifen sind alle 3 Blätter getrennt; das Ektoderm besteht aus kubischen Zellen und flacht sich, je weiter nach hinten, um so mehr ab. Das Mesoderm ist dünner geworden und läßt sich als gesonderte zusammenhängende Schicht noch eine Strecke weit über das Ende des Primitivstreifens hinaus in den dunklen Fruchthof hinein verfolgen, das innere Keimblatt verändert seine Beschaffenheit und geht in das später noch genauer zu beschreibende Dotterentoderm über.

Fig. 506.

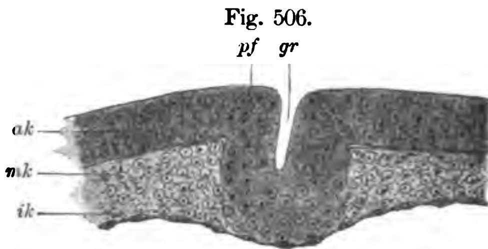


Fig. 507.

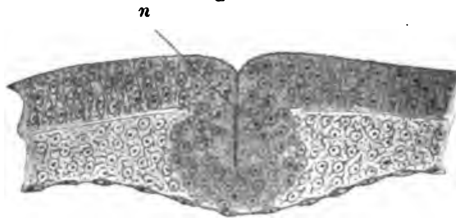


Fig. 508.

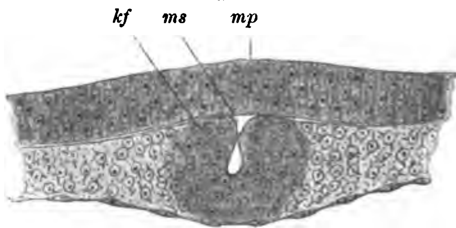


Fig. 506—508. Drei Schnitte durch das vordere Ende des in Fig. 492 abgebildeten Primitivstreifens von Diomedea. Nach SCHAUINSLAND.

Fig. 506. Vorderstes Ende der Primitivrinne.

Fig. 507. Der nach vorn nächstfolgende Schnitt.

Fig. 508. Noch 2 Schnitte weiter nach vorn.

gr Primitivgrube. *pf* Primitivfalten. *ak*, *mk*, *ik* äußeres, mittleres, inneres Keimblatt. *n* Nahtlinie, in welcher sich die Primitivfalten zusammengelegt haben. *kf* Kopffortsatz. *ms* Mesodermkanal. *mp* Nervenplatte.

In entgegengesetzter Richtung führt uns die Durchmusterung der Schnittserie in den Bereich des Kopffortsatzes, der im Flächenbild schon beschrieben wurde (Fig. 484, 491 u. 492 *kf*). Auch über den Knoten hinaus nach vorn breitet sich das mittlere Keimblatt in der „Zone tergale" von DUVAL aus, und zwar je älter der Embryo ist, über eine um so größere Strecke. Wie hinter dem Knoten ist es längs eines medianen Streifens verdickt, wodurch eben bei der Flächenbetrachtung (Fig. 484, 491, 492) das Bild des Kopffortsatzes entsteht. Nach vorn verdünnt sich derselbe, wie überhaupt das mittlere Keimblatt nach seinen Rändern zu in eine 1 bis 2 Zellen dünne Platte ausläuft. In einem wichtigen Punkte aber sind die Verhältnisse nach vorn vom Primitivknoten gewissermaßen die umgekehrten wie in der hinteren Hälfte des Primitivstreifens. Denn hinten ist die mediane Verdickung des mittleren Keimblattes mit dem Ektoderm auf das innigste zum Primitivstreifen verschmolzen, aber durch einen Spalt vom einschichtigen Entoderm scharf getrennt, vorn (Fig. 501, 509 *kf*) dagegen ist sie umgekehrt vom Ektoderm durch einen Spalt geschieden und vom Entoderm nicht zu sondern, mit welchem zusammen sie den Kopffortsatz erzeugt. Zwischen beiden Abschnitten liegen der Knoten

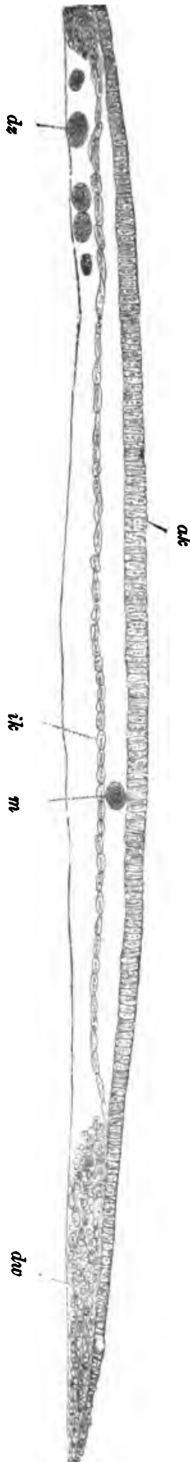
und die vordere Hälfte des Primitivstreifens, an welchen Stellen alle 3 Keimblätter in der Medianebene verschmolzen sind. Seitlich verdünnt sich der Kopffortsatz und geht wie der Primitivstreif in das ihm wie 2 Flügel ansitzende, mittlere Keimlatt über, das wenigstens 2 Zellenlagen dick ist und erst am Rand sich in eine Zellenlage verdünnt. Unter ihm breitet sich, durch einen Spalt getrennt, das Entoderm als ein aus platten Zellen bestehendes feines Häutchen bis zum dunklen Fruchthof aus, wo es seine Beschaffenheit ändert. Während ferner hinter dem Knoten die Primitivrinne einschneidet, ruft der Kopffortsatz im Gegenteil eine kurze Strecke weit eine kleine Vorwölbung des äußeren Keimblattes hervor (Fig. 498 u. 501).

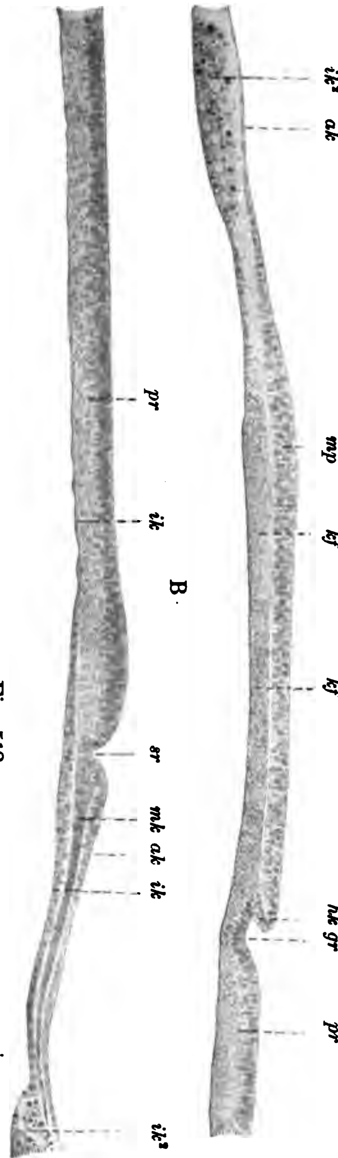


Fig. 509. Längsschnitt durch ein frühes Stadium des Primitivstreifens einer Hühnerkeimhaut. *kf* Kopffortsatz. *hk* Knoten. *pr* Primitivstreifen. *pr²* hinterer Teil desselben. *dh* Darmhöhle. *ik* inneres Keimblatt.

Lehrreich sind auch median gelegene Längsschnitte. Ein solcher ist in Fig. 509 von einem frühen Stadium dargestellt und zeigt deutlich, wie nach vorn von dem Knoten (*hk*), wo alle 3 Keimblätter verschmolzen sind, der Kopffortsatz (*kf*) als eine schnabelartige, nach vorn sich verjüngende Verlängerung ausgeht, getrennt vom Ektoderm, verschmolzen mit dem Entoderm. — Von einem noch viel weiter entwickelten Primitivstreifen des Sperlings hat SCHAUINSLAND einen Medianschnitt abgebildet (Fig. 510 A u. B). Der Kopffortsatz (*kf*), über welchem das äußere Keimblatt zur Medullarplatte (*mp*) verdickt ist, hat eine erhebliche Länge erreicht; an seinem hinteren Ende liegt der Knoten (*hk*) mit der beim Sperling sehr tiefen Primitivgrube (*gr*); dann beginnt der Primitivstreifen (*pr*), der ebenfalls sehr lang ist und aus einer gewucherten Zellmasse besteht, in welcher Ektoderm und Mesoderm verschmolzen sind, während sich nach hinten das Entoderm (Fig. 510 B *ik*) immer deutlicher abzugrenzen beginnt. Sein hinteres Ende wird wieder durch die beim Sperling deutlich ausgeprägte Sichelrinne (*sr*) markiert. Mit ihr beginnt dann die Region, in welcher sich das unpaare mittlere Keimblatt (*mk*) überall von den Grenzblättern getrennt ausbreitet.

Die Beschreibung dieses Stadiums schließe ich ab mit einigen Worten über die übrigen Veränderungen, die sich noch an der Keimhaut und in ihrer Umgebung vollziehen. Ihnen hat namentlich DUVAL ein sorgfältiges Studium zu teil werden lassen, seine Darstellung kann ich in allen Punkten bestätigen. Die Verflüssigung der oberflächlichsten Schicht des weißen Dotters nimmt sowohl in der Fläche als auch nach der Tiefe mit der Dauer der Bebrütung zu. Die subgerminale Höhle wird dementsprechend größer und tiefer und ist, wenn die Keimhaut abgetrennt worden ist, von einem Ring noch festen Dotters, dem Dotterwall, eingefaßt (Fig. 512 *dw*). Der helle Fruchthof nimmt an Ausdehnung zu, aber in noch viel höherem Grade hat sich der





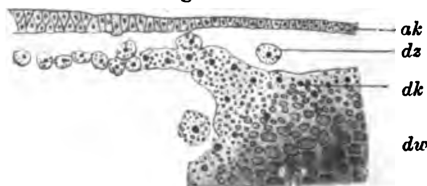
dunkle Fruchthof auf der Dotterkugel ausgebreitet und dabei zugleich in seiner Zusammensetzung wesentliche Veränderungen erfahren. Denn früher, auf dem ersten Stadium, ist der Rand der Keimhaut zum **Randwulst** (bourrelet blastodermique) verdickt, eine mehrschichtige Lage von Embryonalzellen, welche dem Randsyncytium des weißen

Fig. 510. Medianschnitt durch den ganzen Embryonalschild der in Fig. 491 abgebildeten Keimhaut vom Sperling. Nach Schauinsland. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *ik²* verdickter, im Bereich der Area opaca gelegener Teil des inneren Keimblattes, Dotterentoderm. *hk* Hensen'scher Knoten. *kf* Kopffortsatz. *gr* Primitivgrube. *sr* Sichelrinne. *mp* Medullarplatte. *pr* Primitivstreifen.

Fig. 511. Durchschnitt durch den Rand der Keimhaut eines 6 Stunden bebrüteten Hühnereies, nach Duval. *ak* äußeres Keimblatt. *dz* Dotterzellen. *dk* Kerne des Dottersyncytiums. *dw* Dotterwall.

Fig. 512. Querschnitt durch die einige Stunden bebrütete Keimhaut eines Hühnereies, nach Koller. Der Schnitt geht durch das vordere Ende des Embryonalschildes, wohin zu dieser Zeit noch kein mittleres Keimblatt vorgedrungen ist. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt in Bereich des Embryonalschildes (spätere Medullarplatte). *dz* Dotterzellen. *m* Megasphären, Dotterkugeln. *dw* Dotterwall.

Fig. 511.



Dotters ohne trennenden Spalt fest aufliegen. Das innere Keimblatt war noch unvollständig ausgebildet, als eine einfache Lage abgeplatteter Zellen, welche nach hinten ebenfalls in die Zellenmasse des Randwulstes überging, während es nach vorn und seitlich in einiger Entfernung von der Grenze des hellen Fruchthofes mit freiem Rande aufhörte (Fig. 477 u. 478). Bei der raschen Größenzunahme der Keimhaut infolge der Bebrütung trennen sich die oberflächlichsten, fester untereinander verbundenen Zellen allmählich nach der Peripherie fortschreitend als äußeres Keimblatt von der tieferen Schicht ab, die mit dem Dotterwall (*dw*; rempart vitellin Duval) verbunden bleibt (Fig. 511 u. 512). Man kann diesen Vorgang auch so darstellen, daß man sagt, die Furchungs- oder Keimblasenhöhle dehnt sich seitwärts weiter aus und spaltet dadurch vom Randwulst das äußere Keimblatt vollständig ab. Beide Schichten wachsen nun getrennt weiter. Die tiefer, mit dem Dotterwall verbundene Schicht nennt Duval den bourrelet entodermo-vitellin. Sie besteht 1) im Umkreis der subgerminalen Höhle aus größeren und kleineren, kugeligen, dotterhaltigen Zellen; 2) aus einem nach außen von ihnen und unter ihnen gelegenen, kernhaltigen Dotter, dem peripheren Dottersyncytium (Virchow) welches noch weiter peripherwärts 3) in kernlosen Dotter übergeht. Mit ihm verbindet sich der ursprünglich (vergl. p. 859) frei auslaufende, vordere und seitliche Rand des inneren Keimblattes, wenn es, in der Fläche an Ausdehnung zunehmend, schließlich auf den Dotterwall stößt (Fig. 512 *dw*). Sein Wachstum geschieht wohl einfach in der Weise, daß die im Randbezirk in der subgerminalen Höhle liegenden Rundzellen zu seiner Vergrößerung beitragen und sich in platte Elemente umwandeln.

Wie Duval hat auch Gasser (L. K. III [8] 1883, p. 53) von den Veränderungen im Randbezirk der Keimhaut eine im ganzen zutreffende Darstellung gegeben. Er unterscheidet ein primäres und sekundäres Stadium in der Ausbreitung des Keimwalles. Im ersten Stadium sind in ihm beide Keimblätter zu einer undifferenzierten Masse der Furchungszellen verschmolzen, oder richtiger gesagt, die Randmasse der embryonalen Zellen hat sich noch nicht in zwei Lagen gesondert, welche zur seitlichen Ausbreitung der beiden primären Keimblätter dienen. Im zweiten Stadium ist das Ektoderm von Keimwall abgetrennt. Der „sekundäre Keimwall" stellt dann allein den verdickten Randbezirk des inneren Keimblattes dar.

Unter den zahlreichen, von mir studierten Schnittserien konnte ich einige Male beobachten, daß die Verbindung des plattzelligen Entoderms mit dem Dotterwall nur auf einer Seite in normaler Weise erfolgt, auf der anderen aber unterblieben war, so daß zwischen beiden noch eine breite Lücke bestand. Selbst bei älteren Embryonen mit mehreren Urwirbeln wurde diese Abnormität beobachtet. Daß eine Trennung durch Zug bei der Präparation künstlich erzeugt sein sollte, glaube ich nicht annehmen zu sollen, da auf eine Verletzung nichts hindeutete. Ob später die Störung noch ausgeglichen wird, kann ich nicht angeben; übrigens dürfte dieselbe auf den weiteren Verlauf der Entwickelung kaum von Einfluß sein.

Den Randbezirk des inneren Keimblattes, welcher dem Dotter aufliegt (Fig. 511 u. 512), wollen wir vom centralen, dem hellen Fruchthof angehörigen, aus Plattenzellen zusammengesetzten Bezirk (*ik*) als Dotterentoderm unterscheiden. Dasselbe dient hauptsächlich zur Resorption des Dottermaterials, dessen Kügelchen in die Zellen auf-

genommen und verflüssigt werden. Es stellt daher ein wichtiges Bindeglied zwischen dem zu ernährenden Embryo und dem Nahrungsdotter her. Auf späteren Stadien nehmen seine Elemente rasch an Höhe und Größe beträchtlich zu und werden zu langen, mit Dotterkügelchen vollgepfropften Cylinderzellen, die zu einem dem Nahrungsdotter aufliegenden Epithel verbunden sind. Dem Dotterentoderm eilt in der Flächenausbreitung das äußere Keimblatt weit voraus, worauf Duval und Gasser zuerst die Aufmerksamkeit gelenkt haben. Dabei werden seine Zellen, die im Bereich des Embryonalschildes (Fig. 512) hohe Cylinder waren, nach dem dunklen Fruchthof zu zuerst kubisch und schließlich, je näher dem Rand, um so mehr zu dünnen Plättchen umgewandelt, die als feines Häutchen noch eine Strecke weit, wo das Dotterentoderm schon aufgehört hat, den kernfreien Dotter bedecken. Das mittlere Keimblatt folgt, wenn es sich von dem Primitivstreifen und Kopffortsatz aus in der Fläche ausbreitet, den Grenzblättern noch langsamer nach. Von seinem Ursprungsort aus schiebt es sich, vom Ektoderm und Entoderm überall vollständig getrennt, in den Spalt zwischen beiden hinein, zuerst im Bereich des hellen Fruchthofes, später im dunklen Fruchthof, wo es das äußere Keimblatt vom Dotterentoderm abhebt. Bei seiner Ausbreitung bleibt ein kleiner Bezirk vor dem Kopffortsatz mesodermfrei bis in ziemlich späte Stadien der Entwickelung hinein. In diesem mesodermfreien Bezirk legt sich später die vordere Amnionfalte an; infolgedessen bestehen ihre beiden Blätter bei ihrer ersten Entstehung aus Ektoderm und Entoderm. Van Beneden und Julin sind hierdurch veranlaßt worden, die vordere Falte als Proamnion zu unterscheiden (s. Kapitel VII von Bd. I).

Nach der Darstellung der thatsächlichen Verhältnisse bleiben uns jetzt noch mehrere allgemein wichtige Fragen zu erörtern: 1) die Frage nach der Bedeutung und der Entstehung von Primitivstreifen und Primitivrinne und ihr Verhältnis zu entsprechenden Bildungen der übrigen Wirbeltiere, 2) die Frage nach der Entstehung, Bedeutung und Vergleichbarkeit des Kopffortsatzes.

1) Wie jetzt wohl alle Embryologen übereinstimmend annehmen, ist die Primitivrinne der Vögel dem Urmund niederer Wirbeltiere homolog.

Es ist diese Ansicht zum erstenmal von Rauber in einer Reihe von Schriften, besonders in dem Aufsatz „Primitivrinne und Urmund“ (L. K. III [8] 1876) vertreten worden. Allerdings hielt Rauber die Primitivrinne nur für einen Teil des Urmundes, da er noch auf dem Boden der Goette-Haeckel'schen Lehre von der Discogastrula stand, deren Rand für den Eingang in den durch Dotter ausgefüllten Urdarm gehalten wurde. Er stellte die Hypothese auf, daß der Primitivstreifen am Rande der Keimscheibe, von einer zuweilen auch später noch angedeuteten Randkerbe (p. 572) aus entstehe, und zwar durch eine nach vorn gerichtete Längsausstülpung, deren Ränder untereinander zum Primitivstreifen verschmolzen sein sollten.

Daher nennt er die Primitivrinnenränder, die er sich von vorn bis zum Rand der Keimscheibe und bis in die Keimhöhle hinein gespalten denkt, „einen nach vorn gezogenen Abschnitt des großen ursprünglichen Urmundrandes, zu dessen Peripherie auch sie gehören“. Und da der Embryonalkörper sich in der Umgebung des Primitivstreifens entwickelt,

deutet er ihn „als den Embryonalteil des Urmundrandes, die Primitivrinne als Embryonalteil des Urmundeinganges“ und „die Entstehung des Embryos als eine stomatogene“. Vom Primitivstreifen als dem Embryonalteil des Urmundrandes wird der Keimscheibenrand als Dotterblastoporus unterschieden (1876, p. 573).

Eine ähnliche Ansicht hat sich auch Balfour in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie gebildet. Für ihn ist ebenfals der Primitivstreifen „in Wirklichkeit nichts anderes als ein rudimentärer Teil des Blastoporus von gleicher Natur wie der lineare Streifen hinter dem Elasmobranchierembryo, welcher durch Verwachsung der Blastodermränder entsteht, obgleich bei den Amnioten ein solcher ontogenetischer Vorgang wie die Verwachsung bei den Elasmobranchiern nicht vorkommt“ (A. L. II 1881, p. 139).

Eine wichtige Stütze erhielt die Auffassung durch den von Gasser und Braun entdeckten, in späterer Zeit im Primitivstreifen auftretenden Canalis neurentericus, sowie endlich durch Kupffer's Entdeckung des Prostoma der Reptilien, welches er dem Primitivstreifen der Vögel verglich.

Indem ich in meinem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte der Deutung der Primitivrinne als Urmund beitrat, führte ich 3 Punkte als Beweise für die Richtigkeit an (A. L. II 1886, p. 100): „Erstens ist der Primitivstreifen, auch wenn eine offene Kanalbildung fehlt, der einzige Ort in der ganzen Keimscheibe, an welchem jeder Zeit, wie am Urmund der Amphibien, ein Zusammenhang aller Keimblätter stattfindet. Zweitens entwickeln sich bei den höheren Wirbeltieren die einzelnen Hauptorgane des Körpers, wie Chorda, Nervenrohr, Urwirbel in derselben Weise vor dem Primitivstreifen, wie bei dem Amphioxus und den Amphibien vor dem Urmund. Drittens kann man in den Oeffnungen, die als Canales neurenterici im Primitivstreifen auf einem früheren oder späteren Entwickelungsstadium bei Vögeln, Reptilien und Säugetieren nachgewiesen werden, noch einen Hinweis darauf erblicken, daß hier von Anfang an eine offene Verbindung zwischen äußerem und innerem Keimblatt vorgelegen hat und nur durch Verlötung der Urmundränder geschwunden ist.“ Dagegen trat ich der Auffassung entgegen, daß außerdem auch noch der Keimscheibenrand Urmund sei. Als solchen wollte ich nur diejenige Stelle des Keimes gelten lassen, an welcher wirklich, wie bei der Gastrulabildung des Amphioxus und der Amphibien, eine Einstülpung von Zellen stattfindet. Ein solcher Prozeß finde am Keimscheibenrand der Reptilien und Vögel nicht statt, sondern nur eine Neubildung von Zellen durch eine Art Nachfurchung, eine dadurch heibeigeführte Vergrößerung des Randteiles und Umwachsung des Dotters durch die Keimblätter. Daher schlug ich den Namen „Umwachsungsrand der Dotterkugel“ vor. Von einer besonderen Oeffnung oder einem Dotterblastoporus zu reden, hielt ich schon aus dem Grunde für falsch, weil der Dotter zum Keim organisch hinzugehört, wie er denn auch in den gefurchten Teil desselben vermittelst der Dotterkerne kontinuierlich übergeht. Meine Unterscheidung ist jetzt wohl von den meisten Embryologen angenommen worden, am frühesten von Rabl in seiner Theorie des Mesoderms, in welcher er ebenfalls „den Keimscheibenrand lediglich als Umwachsungsrand bezeichnet und jede Homologie desselben mit dem Urmund in Abrede stellt“ (L. K. III[1] 1889, p. 166).

Größere Schwierigkeiten als die Frage nach der Homologie des Primitivstreifens hat die genauere Feststellung seiner ersten Entstehung

bereitet. Untersuchungen von Koller und Duval haben eine Zeitlang vielen Anklang gefunden, bis die Richtigkeit ihrer Befunde und Deutungen von mehreren Seiten in Zweifel gezogen wurde. Koller leitet die Primivrinne von seiner schon früher besprochenen Sichelrinne ab, an welcher er nach den ersten Stunden der Bebrütung in ihrer Mitte eine Verdickung (Fig. 513 A *sk*) durch Wucherung des äußeren Keimblattes, den Sichelknopf, entstehen läßt. Es ist die erste Anlage des Primitivstreifens, sie vergrößert sich weiterhin, indem sie nach dem Centrum des hellen Fruchthofs vorwächst (Fig. 513 B *pr*) und zum Ausgangspunkt für die Entwickelung des mittleren Keimblattes wird.

Mit den von Koller veröffentlichten Flächenbildern haben die Figuren von Duval eine große Aehnlichkeit. Gleichwohl besteht zwischen den Angaben beider Forscher in einem Punkt ein fundamentaler Unterschied. Während Koller die Sichelrinne und den Primitivstreifen sich in einiger Entfernung vom Rand der Keimscheibe an der Grenze des hellen und dunklen Fruchthofes bilden läßt, verlegt Duval den Ausgangspunkt der Gastrulation ganz an den hinteren Rand der Keimscheibe (Fig. 482) und gelangt zu einem Standpunkt, welcher dem Rauber'schen

Fig. 513 A.



B

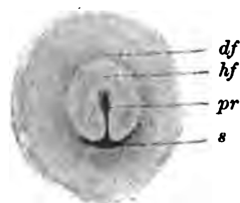


Fig. 514.

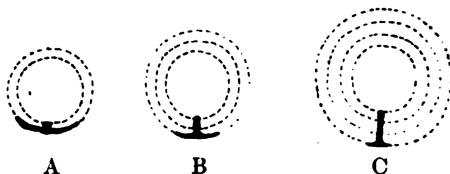


Fig. 513 A und B. Zwei Hühnerkeime in den ersten Stunden der Bebrütung, nach Koller. A früheres, B späteres Stadium. *df*, *hf* dunkler, heller Fruchthof. *s* Sichel. *sk* Sichelknopf. *es* Embryonalschild. *pr* Primitivstreifen.

Fig. 514. Schemata, um die Bildung der Primitivrinne zu veranschaulichen, nach Duval. Mit punktierten Kreislinien ist die zunehmende Größe der Keimhaut im Laufe der Entwickelung angedeutet. Die schwarzen Linien bezeichnen die Sichelrinne und die aus ihr durch Verwachsung der Sichelränder entstehende Primitivrinne.

entspricht. Nach seinen Ansichten entsteht in der Mitte des halbmondförmigen Urmundrandes, an welchem sich das äußere in das innere Keimblatt umschlägt, eine kleine, nach vorn reichende Ausbuchtung; dieselbe vergrößert sich allmählich zu einer mit der späteren Längsachse des Embryos zusammenfallenden Rinne, indem linke und rechte Hälfte der Urmundlippe mit dem an die erste Ausbuchtung angrenzenden Teil einander entgegenwachsen und sich in der Medianebene zusammenlegen in demselben Maße, als die Scheibe in die Fläche wächst. Eine Zeitlang stellt so der Urmund eine kurze Längsrinne dar, welche an ihrem hinteren Ende in 2 kurze, quergestellte Sichelhörner umbiegt. Schließlich sind auch diese geschwunden; sie sind auch nach der Medianebene einander entgegengewachsen und haben so um ein weiteres Stück zur Verlängerung der Primitivrinne nach hinten beigetragen. Der ganze Urmund ist nun aus einem Querspalt zu einem Längsspalt geworden. Zur

Veranschaulichung dieses Prozesses hat DUVAL die nebenstehenden Schemata (Fig. 514 A—C) entworfen. Durch punktierte Linien wird der Zuwachs angedeutet, welchen die Keimscheibe auf den verschiedenen Stadien erfahren hat. Die halbmondförmige Urmundlippe des Keimscheibenrandes ist als dunkelschwarze Linie bezeichnet. In den Figg. 514 A, B, C sieht man, wie mit der zunehmenden Ausdehnung der Keimscheibe sich linke und rechte Hälfte der Urmundlippen in immer größerer Ausdehnung in der Medianebene zusammenlegen und die Primitivrinne bilden. Einige Querschnitte durch kurz bebrütete Keimscheiben, welche DUVAL veröffentlicht hat, scheinen zu Gunsten seiner Darstellung zu sprechen, so Fig. 515, welche einen etwas schräg geführten Querschnitt durch das hintere Ende der Primitivrinne darstellt, wie sie mit einem Ausschnitt in den sichelförmigen Teil des Urmundes am Keimhautrand übergeht. Die zwischen die seitlichen Urmundlippen hineinreichende Dottermasse mit Kernen wird mit dem RUSCONI'schen Dotterpfropf der Amphibieneier verglichen. Ein etwas weiter nach vorn hindurchgeführter Querschnitt durch dieselbe Keimhaut zeigt die in Fig. 515 getrennten seitlichen

Fig. 515.



Fig. 516.

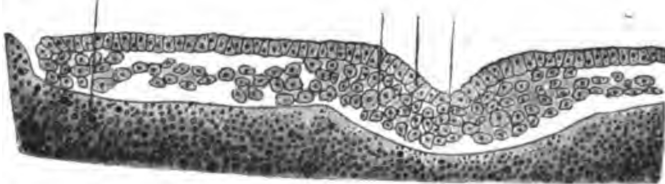


Fig. 515 und 516. Etwas schräg geführte Querschnitte durch die Primitivrinne eines 2—6 Stunden befruchteten Hühnereies, nach DUVAL. Fig. 516 zeigt einen nur wenig weiter vor Fig. 515 gelegenenen Schnitt. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. *pr* Primitivrinne. *d* Dotter. *dp* Dotterpfropf. *ul* Urmundlippe. *ud* Urdarm.

Urmundlippen zum Primitivstreifen (Fig. 516) mit Primitivrinne verschmolzen.

Der auf ausgedehnten Untersuchungen beruhenden Darstellung DUVAL's habe ich mich in mehreren Auflagen meines Lehrbuches angeschlossen, aber sie später wieder aufgeben müssen, da sie in den Untersuchungen von KIONKA, SCHAUINSLAND, NOWAK und bei eigener Prüfung keine Stütze fand.

Wenn ich nach diesem historischen Exkurs den augenblicklichen Stand der Frage noch kurz zusammenfasse, so ist wohl als sicher gestellt zu betrachten, daß weder die allerfrüheste Urmundeinstülpung noch auch der Primitivstreifen vom Keimhautrand ausgeht, sondern in größerer Entfernung vor ihm entsteht. Einen untrüglichen Beweis hierfür liefern, wie SCHAUINSLAND hervorhebt, einige Vögel, wie der Sperling (Fig. 488) und Star, „bei denen sich der ganze Vorgang,

auch die Sichelbildung, innerhalb der Area pellucida abspielt". Außerdem sprechen hierfür die bei Reptilien gewonnenen Befunde, nach denen das Prostoma weit entfernt vom Rand der Keimhaut auftritt. Auf Grund der systematischen Verwandtschaft muß man aber von vornherein erwarten, daß die Entwickelungsvorgänge bei den Vögeln sich an diejenigen bei Reptilien zunächst werden anschließen und von ihnen aus werden erklärt werden müssen. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß im allgemeinen alle Entwickelungsprozesse bei geeigneten Vertretern der Reptilien viel ursprünglichere und leichter verständliche sind als bei den Vögeln, bei denen die erste Entstehung des Primitivstreifens und seine Beziehungen zu dem Ort, von welchem aus das innere Blatt angelegt wird, noch genauere Untersuchungen erfordern.

Vielerlei Vergleichspunkte bieten sich uns zwischen Reptilien und Vögeln dar. Wie bei den Reptilien, ließen sich auch bei den Vögeln 2 Phasen der Gastrulation unterscheiden. Die Entwickelung des inneren Keimblattes ist von der Entwickelung des mittleren zeitlich schärfer getrennt. Die erste Phase ist viel schwieriger als die zweite als Gastrulationsprozeß zu deuten, da weder eine Einstülpungsöffnung noch eine Höhle von vornherein zu beobachten ist. Der Prozeß ist jedenfalls stark abgeändert; bei Reptilien geht er von der Primitivplatte, bei den Vögeln von dem zellenreicheren hinteren Bezirk der Keimhaut entweder an der Grenze der Area opaca und pellucida (Huhn etc.) oder im hinteren Teil der letzteren (Sperling etc.) vor sich. Hier und dort besitzt das innere Keimblatt bei seiner Anlage nach vorn und seitlich einen freien Rand, an welchem es weiterwächst, bis es den Dotterwall erreicht und sich mit ihm verbindet.

Auf dem zweiten Stadium der Gastrulation entspricht der Primitivplatte der Reptilien der Primitivstreifen der Vögel, der von vornherein stark in die Länge gezogen ist. Während aber dort der Charakter der Einstülpung noch deutlich zu erkennen ist, tritt er hier kaum noch hervor. Der Vergleich läßt sich noch mehr ins einzelne durchführen, indem sich auch für die einzelnen Abschnitte, die als Kopffortsatz, Knoten, Primitivgrube, Primitivfalten unterschieden wurden, die Vergleichsobjekte bei den Reptilien nachweisen lassen. Denn der vor der Primitivgrube gelegene Knoten, an welchem alle 3 Keimblätter verwachsen sind, entspricht der Naht (Fig. 444) im Bereich der dorsalen Urmundlippe der Reptilien, die Primitivgrube, an welcher später der neurenterische Kanal entsteht, ist vergleichbar dem Eingang ins Mesodermsäckchen der Reptilien (Fig. 443), wie sich denn zuweilen von ihr aus eine röhrenförmige Fortsetzung in den Knoten hinein verfolgen läßt. Der Kopffortsatz der Vögel ist nichts anderes als der vordere Abschnitt vom Mesodermsäckchen der Reptilien (Fig. 445) von der Stelle an, wo sich vor der Naht die Ablösung der Chordaanlage von den verschmolzenen Urmundrändern vollzogen hat. Die Primitivfalten entsprechen den seitlichen Urmundlippen, welche die Primitivplatte der Reptilien hinter dem Eingang ins Mesodermsäckchen einfassen. Bei Reptilien wie Vögeln läßt sich das mittlere Keimblatt bald nach seiner Entstehung in einen peristomalen und gastralen Bezirk einteilen. Der peristomale Bezirk schiebt sich bei ersteren zur Seite der lateralen Urmundlippen von der Primitivplatte aus, bei letzteren zur Seite der Primitivfalten vom Primitivstreifen aus wie 2 Flügel zwischen die Grenzblätter hinein. Der gastrale Bezirk breitet sich

bei ersteren zu beiden Seiten des Mesodermsäckchens, bei letzteren zur Seite des Kopffortsatzes aus. Im hinteren Bezirk von Primitivplatte und Primitivstreifen ist das innere Keimblatt unter ihnen als getrennte Lage vorhanden, während nach vorn am Primitivknoten, am Kopffortsatz und am Boden des Mesodermsäckchens eine sekundäre Verschmelzung erfolgt ist. Der Durchbrechung des Bodens des Mesodermsäckchens der Reptilien entspricht, wie auch SCHAUINSLAND hervorhebt (A. L. III[8] 1899, p. 326), die Eröffnung des Canalis neurentericus in die Darmhöhle; sie tritt aber bei den Vögeln erst auf einem viel späteren Stadium als bei den Reptilien hervor.

Dem Prostoma der Reptilien hat KUPFFER die Primitivrinne der Vögel zuerst verglichen, worin ihm die meisten Embryologen gefolgt sind. RABL bezeichnet (L. K. III[1] 1889, p. 165) das Stadium des Primitivstreifens geradezu als Vogelgastrula, ein Vergleich, der insofern eingeschränkt werden muß, als das Stadium nur der zweiten Phase der Gastrulation entspricht, wo das Material für das mittlere Keimblatt eingestülpt wird. Auch in diesem Punkt finde ich mich in Uebereinstimmung mit SCHAUINSLAND, wenn er bemerkt (l. c. 1899, p. 327): „In der Bildung des Primitivstreifens, der Sichel, des HENSEN'schen Knotens, des Kopffortsatzes, der Einstülpung in denselben sehe ich einen und denselben Gastrulationsvorgang, der allerdings nur zur Entwickelung des *Mesoderms* führt.“

2) An zweiter Stelle ist noch die Entstehung, Bedeutung und Vergleichbarkeit des Kopffortsatzes zu besprechen. Um meine Ansicht gleich in einen kurzen Satz zusammenzufassen, ist *der Kopffortsatz nichts anderes als der vordere umgewandelte Teil des Primitivstreifens*. Wie bisher in allen daraufhin untersuchten Klassen der Wirbeltiere nachgewiesen werden konnte, findet an der vorderen Lippe des Urmunds eine Verwachsung in der Urmundnaht statt; dann folgt in der Nahtlinie eine Trennung der verschmolzenen äußeren, ektodermalen Faltenblätter von den verschmolzenen inneren Blättern, worauf aus jenen die Medullarplatte, aus diesen die Chordaanlage hervorgeht. Einen entsprechenden Prozeß glaube ich an dem vordersten, tiefsten Ende der Primitivrinne nachgewiesen zu haben. Die Primitivfalten bilden hier durch Verschmelzung den Primitivknoten (Fig. 496—498, Fig. 499 u. 500, Fig. 502, Fig. 503 u. 504, Fig. 506—508). In der Nahtlinie erfolgt dann einige Schnitte weiter nach vorn (Fig. 498 u. 501) die Abtrennung des Ektoderms von dem tieferen Teil des Knotens, der das Material für die Chordaanlage enthält und seitlich den Mesodermflügel hervorgetrieben hat. Beim Vergleich mit den Reptilien entspricht der Kopffortsatz der Vögel dem vor der dorsalen Urmundlippe gelegenen Teil des Mesodermsäckchens.

Wenn diese Ansicht richtig ist, wenn der Kopffortsatz nur der umgewandelte vorderste Teil des Primitivstreifens ist, so folgt daraus, daß der von ihm ausgehende Bezirk des mittleren Keimblattes, den man später seiner Lage nach, also topographisch, als gastrales Mesoderm unterschieden hat, seiner Entstehung nach von dem nach hinten gelegenen oder peristomalen Mesoderm nicht abweicht; denn er ist ebenfalls peristomal vom Primitivstreifen aus — also vom Urmundrand aus — entstanden. Und so haben wir auch in diesem Punkt wieder eine Uebereinstimmung mit den Reptilien und den niederen Wirbeltieren. Noch überzeugendere Beweise für eine derartige Umwandlung

wird uns die Untersuchung älterer Stadien liefern und uns Veranlassung geben, auf die wichtige Frage noch einmal zurückzukommen.

Die weitere Entwickelung von Medullarplatte, Chordaanlage, Mesoblast und innerem Keimblatt. Canalis neurentericus.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung vollzieht sich die Umwandlung der Medullarplatte zum Rohr, die Entstehung der Chorda und der Ursegmente in ähnlicher Weise wie bei den Reptilien, so daß auf diese Verhältnisse nur kurz eingegangen werden soll; dagegen muß ausführlicher das den einzelnen Stadien entsprechende Verhalten des Primitivstreifens und seine Bedeutung für das Längenwachstum des Embryos erörtert werden, da es sich hierbei um wichtige Grundfragen der Wirbeltiermorphologie handelt.

Ueber die Veränderungen, die bei Flächenbetrachtung der Keimhaut wahrzunehmen sind, geben die Figuren 486 und 517—522 Auskunft. Fig. 486 u. 517 zeigen, wie in der Region vor dem Primitivstreifen die Ränder der Medullarplatte sich zu den Medullarwülsten erheben und eine breite Rinne zwischen sich fassen. Bei durchfallendem Licht kann man auf diesen und noch mehr auf späteren Stadien verfolgen, daß die Keimhaut zu beiden Seiten der Chordaanlage undurchsichtiger als weiter lateral aussieht, infolgedessen His beide Regionen voneinander als Stammzone und Parietalzone unterschieden hat. Die Trübung rührt daher, daß sich, wie die Querschnitte lehren werden, das mittlere Keimblatt in der Stammzone verdickt und die Ursegmentplatten gebildet hat, die sich von den seitlichen, mehr dünneren Teilen, den sogenannten Seitenplatten, immer schärfer abgrenzen.

Fig. 517.



Fig. 518.



Fig. 519.



Fig. 517—519. Drei verschieden alte Hühnerembryonen mit Medullarrinne und Primitivrinne zur Illustrierung ihres gegenseitigen Verhaltens. Nach Keibel und Abraham.

In den Ursegmentplatten differenzieren sich zu dieser Zeit auch die ersten Ursegmente, indem am 2. Tage der Bebrütung etwa in der Mitte der Embryonalanlage etwas vor dem Knoten des Primitivstreifens links und rechts von der Chordaanlage helle Querspalten sichtbar werden und das erste, dann das zweite, dritte Ursegmentpaar etc. abtrennen (Fig. 518). Gleichzeitig erheben sich die Medullarwülste auch weiter nach hinten bis zum Anfang des Primitivstreifens. Der vor dem Knoten gelegene Teil der Embryonalanlage hat jetzt etwa dieselbe Länge wie der Primitivstreifen erreicht (Fig. 518). Später dreht sich das Verhältnis um. Das Primitivstreifengebiet wird im Verhältnis zum übrigen Abschnitt des mehr an Länge zunehmenden Embryos relativ immer kleiner. Bei ihrer Ausdehnung nach hinten

beginnen die Medullarwülste den Primitivstreifen von vorn nach hinten allmählich zu umwachsen, so daß er in die Mitte des hinteren Endes der verlängerten Medullarplatte zu liegen kommt (Fig. 519 u. 520). Lehrreiche Bilder, wie solche von SCHAUINSLAND geliefert worden sind, kommen bei den Vogelarten zu stande, bei denen eine tiefe Primitivgrube gefunden wird. So sieht man bei Embryonen mit 5—7 Ursegmentpaaren von Diomedea (Fig. 520), von Haliplana (Fig. 521), vom Star (Fig. 522) den schon kürzer gewordenen Primitivstreifen mit einer auffallend deutlichen Grube beginnen, welche in der Mitte der breiten und nach hinten verstreichenden Medullarfurche liegt. Wenn sich diese später durch Zusammenlegen der Wülste zum Nervenrohr schließt, wird in dasselbe die Primitivgrube, welche

Fig. 520.

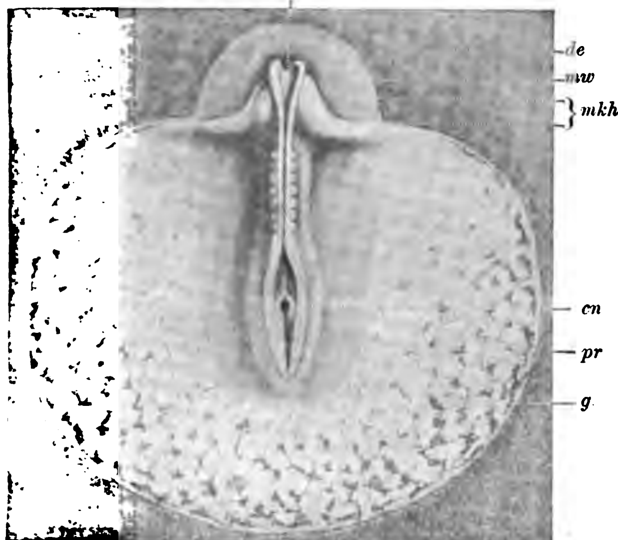


Fig. 521.

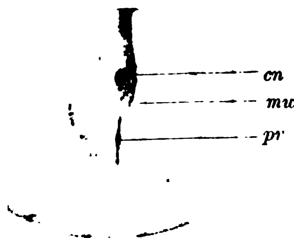


Fig. 522.

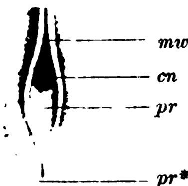


Fig. 520. Keimhaut von Diomedea mit 7 Paar Ursegmenten, Gefäßhof, Medullarrinne und Medullarwülsten, die nach hinten den Primitivstreifen und den Canalis neurentericus umfassen. Nach SCHAUINSLAND.

Fig. 521. Hinteres Ende von einem Embryo von Haliplana mit Medullarwülsten, die den Primitivstreifen und die Primitivgrube umfassen. Nach SCHAUINSLAND.

Fig. 522. Hinteres Ende von einem Embryo vom Star mit 5—7 Ursegmenten und Medullarwülsten, die den Primitivstreifen und die Primitivgrube umfassen. Nach SCHAUINSLAND.

Bezeichnungen für Fig. 520—522: *cn* Canalis neurentericus (Primitivgrube). *pr* Primitivrinne. *pr** hinterstes Ende derselben. *g* Gefäßanlagen. *mw* Medullarwülste. *de* der vom mittleren Keimblatt noch nicht überzogene Teil des Dotterentoderms. *mkf* mesodermfreier Bezirk der Keimhaut, aus dem das Proamnion entsteht. *mkh* Mesodermhörner.

dem Canalis neurentericus der Reptilien etc. entspricht, mit aufgenommen. Ein solches Stadium zeigt uns Fig. 523, ein Medianschnitt durch einen 48 Stunden bebrüteten Hühnerembryo, bei welchem bekanntlich die Primitivgrube im Vergleich zu anderen Vogelarten nur sehr wenig ausgeprägt ist. Nach vorn von der kleinen, trichterförmigen Einsenkung *gr*, die etwa nur bis zur Hälfte in den Primitivstreifen

eindringt, liegt der Knoten, bestehend aus einem noch indifferenten Zellenmaterial, das sich nach vorn in die ventrale Wand des Nervenrohres und in die Chordaanlage trennt; nach hinten beginnt der schon

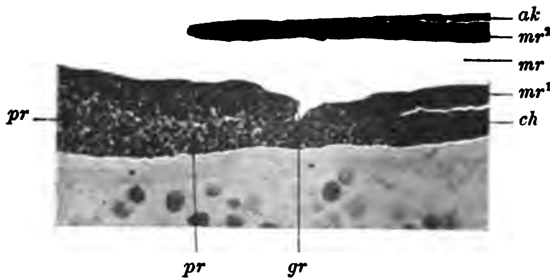


Fig. 523. Medianschnitt durch das hintere Ende eines Hühnerembryos nach 48-stündiger Bebrütung. Photogr. des anat.-biolog. Instituts. *gr* Primitivgrube (Eingang in den Canalis neurentericus). *pr* Primitivstreifen. *ch* Chorda. *mr* Höhle des Medullarrohres. *mr*¹ seine untere und *mr*² seine obere Wand. *ak* äußeres Keimblatt.

verkürzte, aber sehr zellenreiche und dicke Primitivstreifen, der in seiner hinteren Hälfte noch nicht in das Nervenrohr eingeschlossen, wenn auch zu beiden Seiten von den Medullarwülsten begrenzt ist.

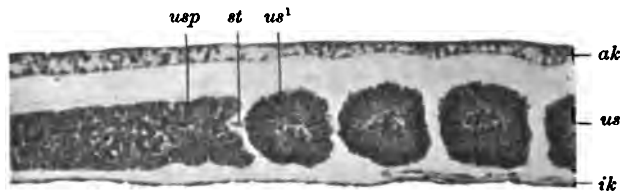


Fig. 524. Längsschnitt durch einen 2 Tage alten Hühnerembryo durch die Gegend der letzten Ursegmente. Photogr. des anat.-biol. Instituts. *ak, ik* äußeres, inneres Keimblatt. *us* Ursegment. *usp* Ursegmentplatte. *st* Abschnürungsstrang des letzten Ursegmentes *us*¹.

Währenddem hat die Zahl der Ursegmente weiter zugenommen, indem sich immer neue würfelförmige Körper von der Ursegmentplatte abschnüren. Hierüber giebt ein Längsschnitt Auskunft durch ein 2 Tage bebrütetes Hühnerei (Fig. 524). Das letzte Ursegment (*us*¹) sendet nach hinten noch einen kurzen Stiel (*st*) aus, den Rest

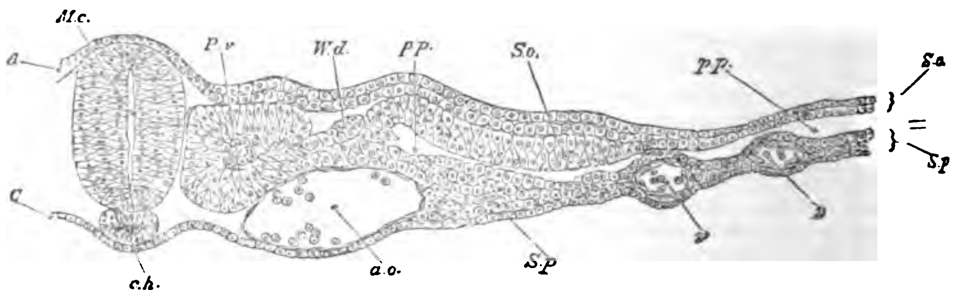


Fig. 525. Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryos von 45 Stunden. Nach Balfour. Der Schnitt zeigt das mittlere Keimblatt teilweise gesondert in das Ursegment *(Pv)* und die Seitenplatte, welche die Leibeshöhle *(pp)* zwischen sich faßt. *Mc* Medullarrohr. *Pv* Ursegment. *So* Rumpfplatte. *Sp* Darmplatte. *pp* Leibeshöhle. *ch* Chorda. *A* äußeres, *C* inneres Keimblatt. *ao* Aorta. *v* Blutgefäß. *Wd* Wolff'scher Gang.

der Abschnürungsstelle. Die Vermehrungszone findet sich wie früher immer etwas vor dem Knoten des Primitivstreifens, zu dessen beiden Seiten stets die Ursegmentplatte ungegliedert angetroffen wird.

Wie Querschnitte lehren, hängen die Ursegmente zur Zeit, wo sie sich durch Querspalten voneinander getrennt haben, noch durch Zellstränge mit den Seitenplatten zusammen (Fig. 525), welche sich jetzt durch einen Spalt, die Leibeshöhle, in Darm- und Hautfaserblatt gesondert haben. Ueber die weiteren Umwandlungen der Ursegmente

Fig. 526.

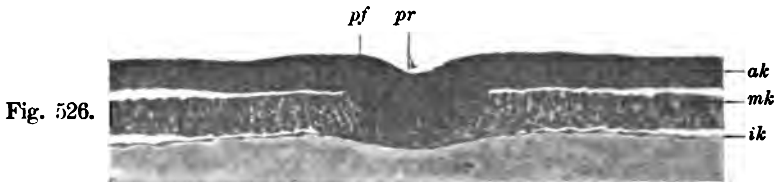


Fig. 527.

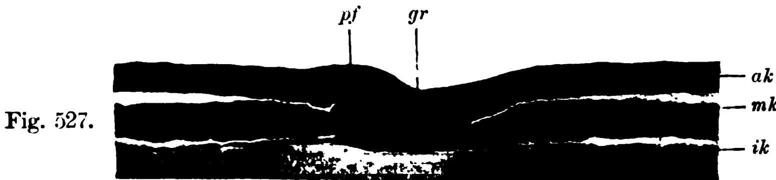


Fig. 528.



Fig. 529.

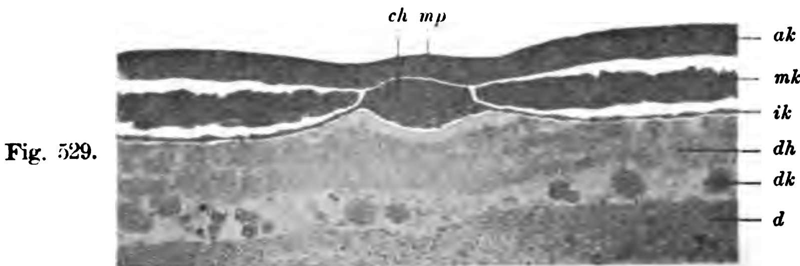


Fig. 526—529. Vier Querschnitte aus einer Serie einer Keimhaut mit Medullarrinne vom Hühnchen nach 33 Stunden Bebrütung. Photogr. No. 38[7] des anat.-biol. Instituts. *ak, mk, ik* äußeres, mittleres, inneres Keimblatt. *d* Dotter. *dk* Dotter. *dk* Dotterkugelu. *dh* Darmhöhle. *ch* Chorda. *hk* HENSEN'scher Knoten. *gr* Primitivgrube. *mp* Medullarplatte. *pf* Primitivfalte. *pr* Primitivrinne.

Fig. 526. Schnitt durch den vorderen Teil der Primitivrinne.
Fig. 527. Schnitt durch die Primitivgrube.
Fig. 528. Schnitt durch den Primitivknoten.
Fig. 529. Schnitt in einiger Entfernung vor dem Knoten.

und ihrer Verbindungsstränge mit der Wand der Leibeshöhle handeln spätere Kapitel (Bd. III, Kap. I u. II), auf welche verwiesen wird. –

Ein genaueres Studium verlangen jetzt noch die Prozesse, die sich an Keimhäuten mit Medullarrinne, mit sich schließendem und mit geschlossenem Medullarrohr, am Primitivstreifen und in der Gegend vor ihm abspielen. Dazu sollen die Photogramme von Querschnitten aus 3 Serien (Fig. 526—545) dienen.

Die erste Serie (Fig. 526—529) rührt von einer 33 Stunden bebrüteten Hühnerkeimhaut ähnlich dem in Fig. 486 u. Fig. 517 abgebildeten Flächenpräparat mit wohl ausgeprägter Medullarplatte, welche im Kopfbereich Medullarwülste entwickelt hat. Der in seiner höchsten Ausbildung stehende Primitivstreifen mit Rinne ist viel zellenreicher geworden und zeigt in seinem vorderen Teil (Fig. 526) eine Verschmelzung aller 3 Keimblätter. Von diesen ist das äußere zur Nervenplatte verdickt und das mittlere ebenfalls dicker als auf früheren Stadien. (Vergleiche Fig. 496 u. 499.) Fig. 527 u. 528 sind 2 Schnitte durch die Gegend der Primitivgrube (*gr*) und des Knotens (*hk*). Die erstere zeigt wieder die schon früher hervorgehobene Asymmetrie, indem die eine Urmundlippe (*pf*) wulstartig und höher als die andere nach außen hervortritt. In Fig. 528 ist die Grube verschwunden und hat einer knotenartigen Verdickung der Keimhaut Platz gemacht mit einer dorsalen und ventralen Vorwölbung. Auf den nächsten Schnitten dringen die schmalen Spalten zwischen äußerem und mittlerem Keimblatt tiefer in den Knoten hinein und zerlegen ihn in einen äußeren Zellstreifen, der entsprechend der Lage der vorderen Kommissur die beiden Hälften der Medullarplatte (Fig. 529 *mp*) verbindet, und in einen unteren Streifen (*ch*), die Chordaanlage. Diese hat sich gleichzeitig mit der Abspaltung vom äußeren Keimblatt auch zu beiden Seiten durch Spalten vom Mesoblast abgesetzt, bleibt dagegen in das Darmdrüsenblatt noch auf einer Reihe von Schnitten eingeschaltet. Der Vorgang gleicht also seinem ganzen Wesen nach der Darstellung, welche von der Urmundnaht auf früheren Stadien gegeben wurde.

Die zweite Serie betrifft eine ältere, dem Flächenpräparat Fig. 518 etwa entsprechende Keimhaut von 40 Stunden Bebrütung, an welcher sich schon das Kopfende schärfer absetzt und die Medullarwülste sich vorn zum Rohr zu schließen beginnen. Am Primitivstreifen ist ein hinterer, dünnerer und ein vorderer, dickerer Teil zu unterscheiden.

Fig. 530.

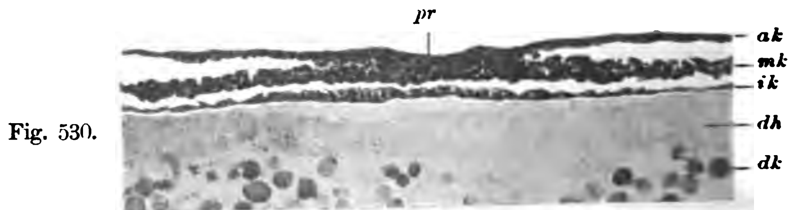


Fig. 530—535. Sechs Querschnitte aus einer Serie einer Keimhaut vom Hühnchen mit sich schließendem Nervenrohr nach 40 Stunden Bebrütung. Photogr. No. 47[7] des anat.-biol. Instituts.

pr Primitivstreifen mit Primitivrinne. *gr* Primitivgrube. *mp* Medullarplatte. *ch* Chordaanlage. *ak, mk, ik* äußeres, mittleres, inneres Keimblatt. *dh* Darmhöhle. *dk* Dotterkugeln. *d* Dotter.

Fig. 530. Schnitt durch den hintersten Teil des Primitivstreifens.

Der erstere zeigt ganz hinten nur eine Verschmelzung zwischen äußerem und mittlerem Keimblatt (Fig. 530); das Darmdrüsenblatt

Fig. 531.

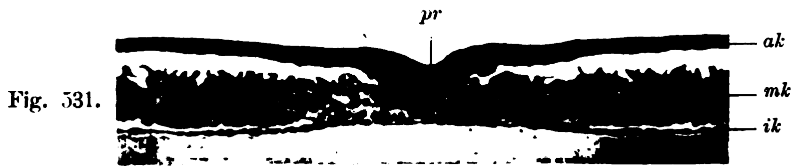


Fig. 532.



Fig. 533.

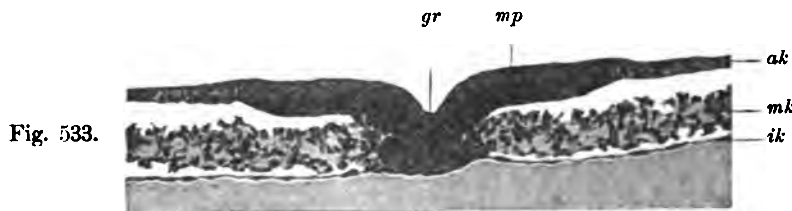


Fig. 534.

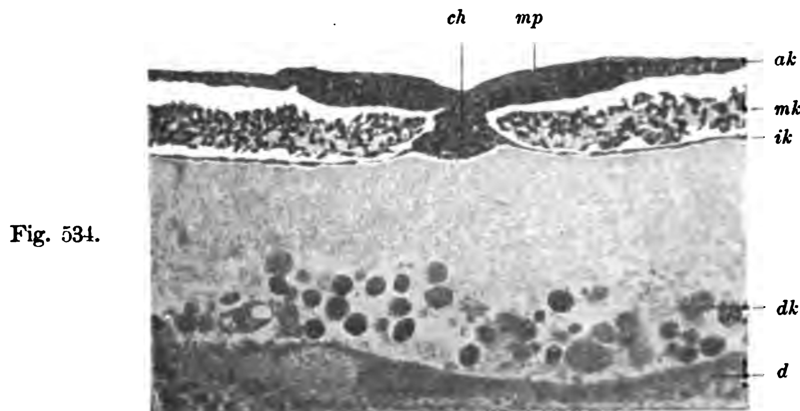


Fig. 535.

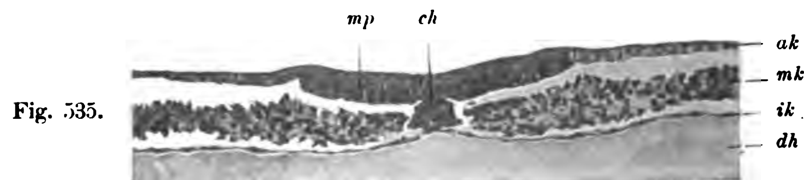


Fig. 531. Schnitt etwa durch die Mitte desselben.
Fig. 532. Schnitt durch den vordersten Teil des Primitivstreifens im Bereich der Medullarplatte.
Fig. 533. Schnitt durch die Primitivgrube.
Fig. 534. Schnitt vor der Primitivgrube.
Fig. 535. Schnitt noch etwas weiter nach vorn.

ist durch einen ziemlich breiten Spalt ebenso scharf abgetrennt wie bei der ersten Anlage des Primitivstreifens. Nach vorn (Fig. 531) wird das mittlere Keimblatt dicker und beginnt auch mit dem Darmdrüsenblatt am Primitivstreifen zu verschmelzen, an dessen äußerer Fläche sich die Rinne schärfer markiert. Einige weitere Schnitte führen uns in das Bereich der Medullarplatte, die sich durch ihre viel erheblichere Breite sofort vom Primitivstreifen unterscheidet und seitwärts schon durch zwei kleine Falten vom Hornblatt abzugrenzen beginnt. Gleichzeitig befinden wir uns aber auch noch im Primitivstreifengebiet, was sich daran erkennen läßt, daß die untere Fläche der Medullarplatte in breiter Ausdehnung in einen Zellenstreifen übergeht, in welchem alle 3 Keimblätter verschmolzen sind. In Fig. 533 ist die Primitivrinne erheblich tiefer geworden und kann daher jetzt als Primitivgrube (*gr*) bezeichnet werden, zumal auch gleich nach vorn von ihr wieder die Abspaltungsprozesse beginnen, die zur Sonderung von Medullarplatte, Chorda und mittlerem Keimblatt führen (Fig. 534 u. 535). Gegen jüngere Stadien ist im Abspaltungsmodus jetzt aber eine Modifikation insofern eingetreten, als sich die Chordaanlage (*ch*) vom mittleren Keimblatt (*mk*) schon vollständig zu einer Zeit abgrenzt, wo sie nach oben noch mit der Medullarplatte und nach unten mit dem Darmdrüsenblatt zusammenhängt (Fig. 534). In Fig. 535 endlich beginnt sich auch dieser Zusammenhang, und zwar gleichzeitig nach oben und nach unten, zu lösen, womit dann der Sonderungsprozeß der Achsenorgane beendet ist.

Die dritte Schnittserie ist einem Hühnerembryo nach 48-stündiger Bebrütung entnommen, bei welchem das Nervenrohr im vorderen Bereich geschlossen ist, die Augenblasen ausgestülpt und die Amnionfalten angelegt sind. Der hinterste, dünne Teil des Primitivstreifens liegt noch außerhalb der Medullarwülste und zeigt auf einer Reihe von Schnitten eine ziemlich tiefe Primitivrinne (Fig. 536), welche sich weiter nach vorn abflacht (Fig. 537). Hinten (Fig. 536) ist sie von ziemlich weit vortretenden Primitivfalten eingefaßt, die nach vorn (Fig. 537) ebenfalls niedriger werden. Das Darmdrüsenblatt ist in dieser Gegend ebenso wie in den früheren Serien (Fig. 530) durch einen Spalt vom Primitivstreifen deutlich geschieden (Fig. 536, 537), während es weiter nach vorn (Fig. 538) mit ihm untrennbar verschmolzen ist. Zugleich führt uns die Verfolgung der Schnittserie in die vordere Hälfte des Primitivstreifens, wo er erheblich dicker und zellenreicher und in das hier zur Rinne sich öffnende Medullarrohr aufgenommen wird. Stadien dieser sich allmählich vollziehenden Umwandlung bieten uns die Figg. 539—541 dar. Während man bei dem tiefen schmalen Einschnitt der Fig. 539 in Zweifel sein kann, ob man ihn als den tiefsten Teil der Primitivrinne oder als letzten Ausläufer der Nervenrinne bezeichnen soll, erweitert er sich auf den nächstfolgenden Schnitten so sehr und nimmt dabei eine solche Form an (Fig. 540 *mr*, Fig. 541), daß man ihn ohne Bedenken als den in Verschluß begriffenen Centralkanal deuten wird. In mehr als der Hälfte seines Umfanges aber geht die ventrale Wand dieses Centralkanals in ein kleinzelliges Gewebe über, welches seitwärts mit dem mittleren Keimblatt, ventralwärts mit dem Darmdrüsenblatt zusammenhängt und daher dem Primitivstreifen angehört. Also hat sich hier das Nervenrohr direkt aus der oberflächlichen Schicht des Primitivstreifens oder, da dieser nach unserer Deutung die verlöteten Urmundlippen darstellt, aus

ihrem äußeren Faltenblatt entwickelt. Im Verhältnis zu früheren Stadien ist die in Fig. 540 u. 541 getroffene Gegend dem Primitivknoten zu vergleichen; denn nach vorn von hier beginnt der Abspaltungsprozeß. Zuerst löst sich der Zusammenhang mit dem mittleren Keimblatt durch eine von oben nach unten fortschreitende Abschnürung (Fig. 541—543). Infolgedessen hängt jetzt der Boden des Nervenrohres nur noch durch eine schmäler gewordene Zellbrücke, welche das Bildungsmaterial für die Chorda enthält, in ähnlicher Weise wie es schon von älteren Froschembryonen (Fig. 318) beschrieben wurde, mit dem Darmdrüsenblatt zusammen (Fig. 543). Hierauf macht die Chordaanlage die schon in der vorausgehenden Schnittserie (Fig. 534 u. 535) beschriebenen Wandlungen durch. Sie wird zuerst

Fig. 536.

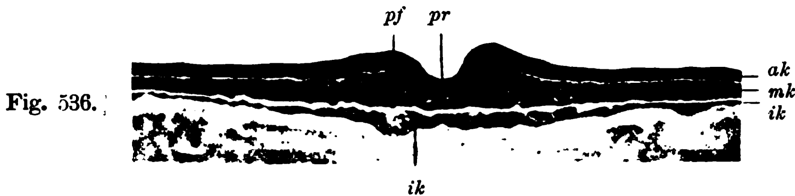


Fig. 537.

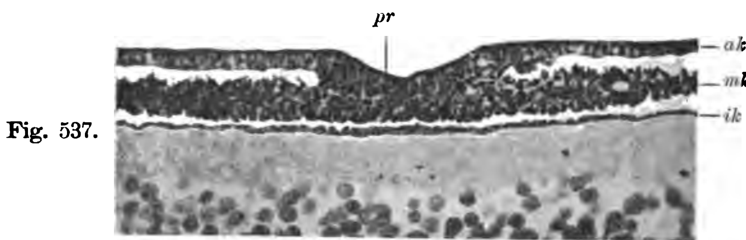


Fig. 538.

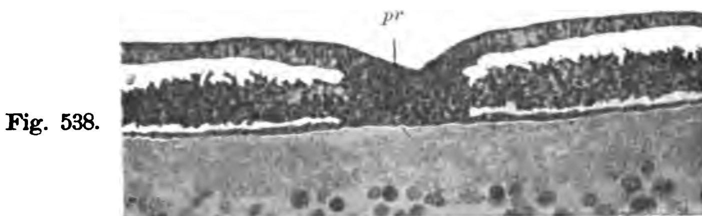
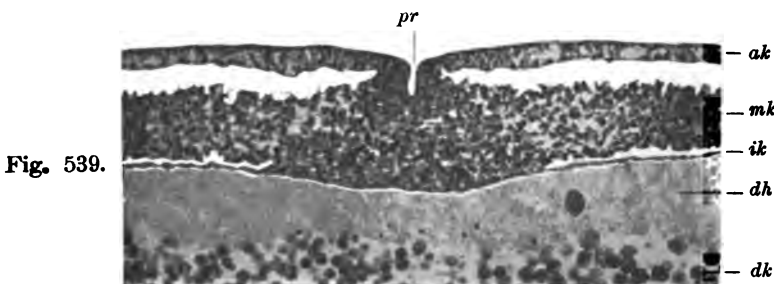


Fig. 539.



Erklärungen s. u. Fig. 545.

aus dem Darmdrüsenblatt durch Abspaltung eines dünnen Zellenhäutchens ausgeschaltet, bleibt aber noch mit dem Boden des Nervenrohres verbunden, obschon seitlich durch Einkerbungen von ihm abgegrenzt (Fig. 544); sie hängt dem Nervenrohr im Querschnitt, um einen Ausdruck von Braun zu gebrauchen, wie ein Knopf an. Schließ-

Fig. 540.



Fig. 541.

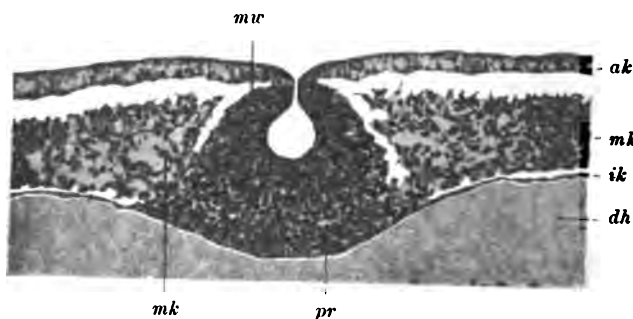


Fig. 542.

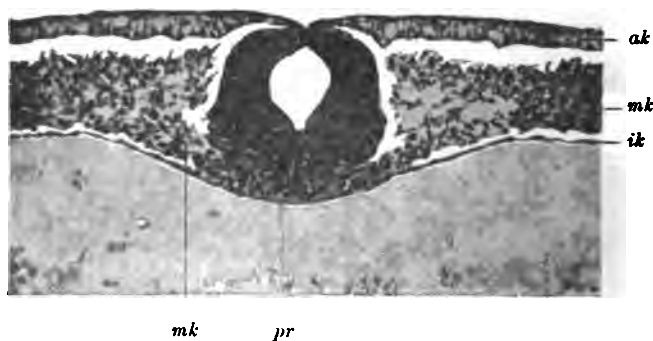


Fig. 543.



Erklärungen s. u. Fig. 545.

lich erfolgt auch hier die Isolierung durch Abspaltung an der schon durch die Einkerbungen bezeichneten Stelle (Fig. 545).

Fig. 544.

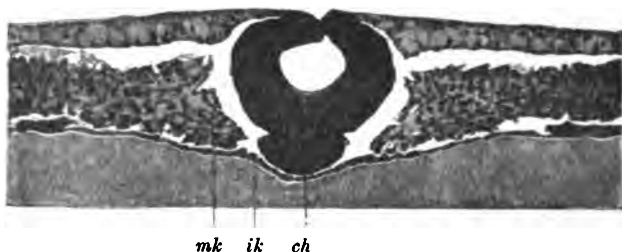


Fig. 545.

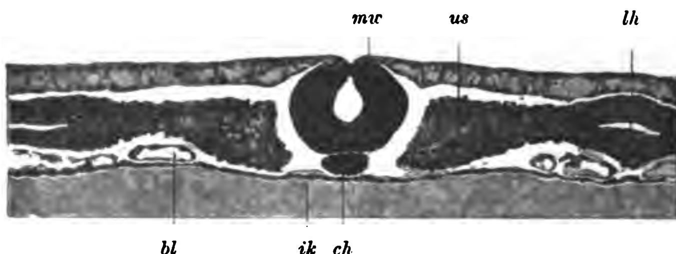


Fig. 536—545. Zehn Querschnitte aus einer Serie eines Hühnerembryos mit geschlossenem Nervenrohr und Augenblasen nach 48-stündiger Bebrütung (Photogr. 49 des anat.-biol. Inst.). *pr* Primitivstreifen mit Primitivrinne. *mr* Medullarrinne. *mw* Medullarwülste. *ch* sich isolierende Chordaanlage. *bl* Blutgefäße. *lh* Leibeshöhle. *ak, mk, ik* äußeres, mittleres, inneres Keimblatt. *us* Ursegment. *dh* Darmhöhle. *dk* Dotterkugeln.

Ueber einen wichtigen Punkt, über den in allen Wirbeltierklassen bis jetzt nachgewiesenen Canalis neurentericus, giebt die Untersuchung von Hühnerembryonen keine befriedigende Auskunft, weil bei ihnen das Gebilde fast ganz rudimentär geworden ist. Das Einzige, was man an der Stelle, wo der neurenterische Kanal liegen sollte, nämlich an dem vorderen Ende des Primitivstreifens hinter dem Knoten findet, ist eine stärkere, etwas trichterartige Vertiefung der Primitivrinne (Fig. 523 *gr*), dagegen scheint es hier niemals zu einer offenen, Rückenmark und Darm verbindenden Kommunikation zu kommen. Dagegen ist eine solche bei anderen Vogelarten beobachtet worden. Entdeckt wurde sie zuerst von Gasser bei Gänseembryonen mit 14 bis 23 Urwirbeln; auf späteren Stadien soll sie wieder verschwinden. Ein enges Rohr führt hier vom vorderen Ende des dickeren Teiles des Primitivstreifens, der schon in das Medullarrohr aufgenommen worden ist, durch den Boden desselben und durch das mit ihm verschmolzene, indifferente Gewebe, das zur Chordaanlage wird, in den Darmraum hinein. Die untere Ausmündung am Darmdrüsenblatt läßt sich auch schon erkennen, wenn man auf dem entsprechenden Stadium die Keimhaut eines Gänseembryos von der unteren Fläche betrachtet (Fig. 546 *cn*). Auch läßt sich an solchem Präparat der vordere dickere (pr^1) und hintere dünnere (pr^2) Teil des Primitivstreifens im durchfallenden Licht unterscheiden.

Außer bei der Gans ist ein offener Canalis neurentericus auch noch bei der Ente durch Rauber, bei Melopsittacus, bei der Bach-

stelze durch Braun, bei verschiedenen Wasservögeln, welche hierfür besonders geeignete Objekte zu sein scheinen, durch Hoffmann nachgewiesen worden. Schon Gasser hat gleich bei seiner Entdeckung die richtige Deutung des Befundes gegeben in dem Satz (L. K. III[8] 1878, p. 83):

Fig. 546.

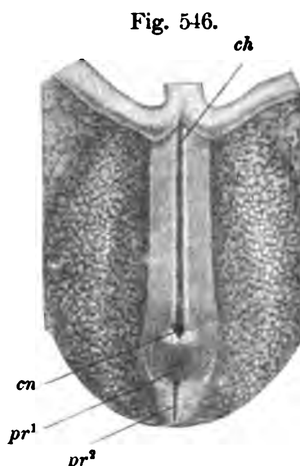


Fig. 547 A.

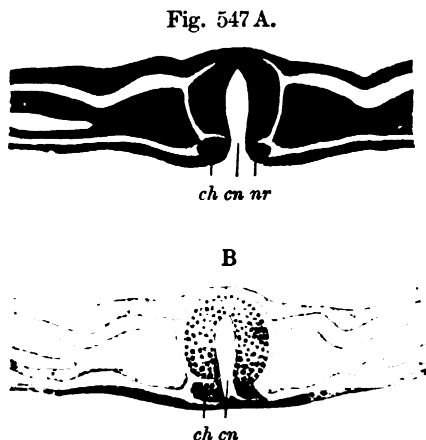


Fig. 546. Keimhaut eines Gänseembryos mit 23 Ursegmenten, unten von der Bauchseite gesehen, nach Gasser. *ch* Chorda. *cn* Canalis neurentericus. pr^1 vorderer dickerer, pr^2 hinterer dünnerer Teil des Primitivstreifens.

Fig. 547. Zwei Querschnitte durch den Canalis neurentericus eines Entenembryos mit fast geschlossenem Medullarrohr. A durch die untere Ausmündung. In der Wand des Canalis neurentericus grenzt sich links und rechts die Chordaanlage ab, die somit gespalten ist. B Canalis neurentericus beginnt sich nach vorn zu schließen, nach Schwarz (L. K. III[1] 1889, Taf. XIV, Fig. 76 u. 74). *ch* Chordaanlage. *cn* neurenterischer Kanal. *nr* Nervenrohr.

„Der Blastoporus, Urmund, der Vogelkeimscheibe ist zu suchen im Bereich des vorderen Teiles der Primitivrinne; diese stellt an sich gewissermaßen einen unvollkommenen Blastoporus dar, der bei dem Zurückweichen der Rinne deutlicher wird und an einer bestimmten Stelle bei den Gänseembryonen zum vollen Durchbruche zum Darmkanal führt.“

Interessant und wichtig ist auch das Verhalten der Chordaanlage zum neurenterischen Kanal. Wie Schwarz bemerkt, kann man bei Entenembryonen (Fig. 547 A u. B) auf gewissen Stadien beobachten, daß die Verlängerung der Chorda (*ch*) seitlich rechts und links vom

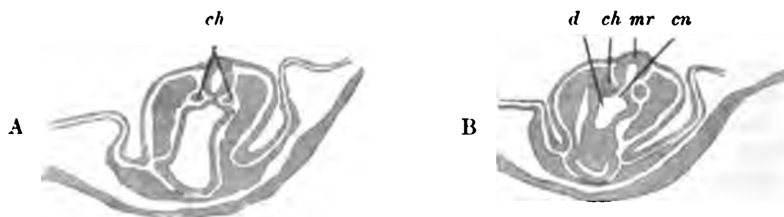


Fig. 548. Zwei Querschnitte durch einen Entenembryo des Stadiums VI mit gespaltener Chorda, A kurz vor dem Canalis neurent., B durch die untere Ausmündung des Canalis neurent., nach Schwarz (1889, Taf. XIV, Fig. 85, 86).

Kanal (*cn*) weiterschreitet, so daß man deutlich eine gespaltene Chorda wahrnimmt. In einem besonderen Fall (Fig. 548 A u. B) vereinigten sich die beiden Chordaäste (*ch*) nicht zu einem einzigen Strang, und ein Verschluß des Spaltes konnte nicht Platz greifen. Die beiden Chordaäste (Fig. 548 B *ch*) lagen deutlich gesondert zu Seiten des sehr langen, spaltförmigen neurenterischen Kanals (*cn*) und zeigten einzeln zum Primitivstreifen das gewöhnliche Verhalten (L. K. III[1] 1889, p. 206).

Eine Chordaspaltung am neurenterischen Kanal ist ja auch bei Reptilien, und zwar bei Schildkrötenembryonen, durch MITSUKURI nachgewiesen und in sehr deutlicher Weise abgebildet worden (Fig. 469).

Nachdem das Verhalten des Primitivstreifens auf den verschiedensten Stadien der Entwickelung genau festgestellt worden ist, bleibt noch die wichtige Frage nach seiner Beziehung zum Längenwachstum des Embryos zu erörtern. Da die Befunde bei den Vögeln sehr ähnliche sind wie bei den Reptilien, Amphibien, Elasmobranchiern etc., wird auch die Deutung derselben in gleicher Weise ausfallen müssen. Alle Befunde erklären sich nach unserer Ansicht in der einfachsten Weise dadurch, daß der Primitivstreifen sich in seinem vorderen Abschnitt in die Achsenorgane des Embryos umwandelt und infolgedessen vorn an Länge verliert, während er an seinem entgegengesetzten Ende nach rückwärts weiterwächst. Da nun der Primitivstreifen mit seiner Rinne aus den schon früher erörterten Gründen dem Urmund der niederen Wirbeltiere entspricht, so läßt sich der Umwandlungsprozeß auch folgendermaßen ausdrücken: Von vorn nach hinten vollzieht sich während der Entwickelung eine Verschmelzung der Urmundränder in der Urmundnaht. Die Stelle, wo die Naht sich gerade ausbildet, markiert sich auf früheren Stadien deutlicher, später weniger, als der Primitivknoten. Hinter ihm findet sich bei manchen Vogelarten noch ein bald ganz, bald teilweise durchgängiger Abschnitt des Urmundes als Canalis neurentericus oder als Primitivgrube, während nach hinten von ihm die Ränder der Darmfalten zum Primitivstreifen verklebt sind. Nach vorn vom Primitivknoten sondert sich die Nahtstelle von vorn nach hinten fortschreitend durch Abspaltungsprozesse in die Achsenorgane, oder in anderer Weise ausgedrückt: es trennen sich die äußeren von den inneren Faltenblättern der verwachsenen Urmundränder durch eine Spaltung rechtwinklig zur Nahtebene; hierdurch wird die Medullarplatte oder die Medullarrinne oder das Medullarrohr, je nachdem es sich um jüngere oder ältere Embryonen handelt, von der Chordaanlage abgespalten. Gewöhnlich hat sich schon vorher das mittlere Keimblatt von seiner Ursprungslinie am Urmundrand abgetrennt und sich hierdurch von der Chordaanlage und dem Darmdrüsenblatt gesondert. Auch ist noch die Chordaanlage vom Darmdrüsenblatt, in welches sie während eines längeren Zeitraumes eingeschaltet ist, isoliert worden, sei es daß sie von letzterem unterwachsen wird, oder daß sich von ihr die unterste Zellenlage zur Ergänzung des Darmrohres abspaltet, wie es bei den Anuren der Fall ist. Bei den Vögeln läßt sich zwischen diesen beiden Möglichkeiten kaum eine Entscheidung treffen.

Wenn unsere Ansicht richtig ist, dann folgt daraus, daß das Zellenmaterial, welches die Wand des Canalis neurentericus bildet, auf den verschiedenen Stadien ein verschiedenes ist und daß der Kanal selbst seine Lage

fortwährend von vorn nach hinten verändert. Während er sich nach vorn schließt, muß sich nach hinten eine neue Strecke im Primitivstreifen öffnen.

In der Litteratur sind schon seit mehreren Decennien zwei entgegengesetzte Ansichten über die Bedeutung des Primitivstreifens für das Längenwachstum des Embryos geäußert worden. Dursy, Balfour u. a. lassen ihn dabei keine Rolle spielen, sie legen das Wachstumscentrum in die Zone unmittelbar vor dem Primitivstreifen und sehen in ihm ein Organ, das während der Entwickelung mehr und mehr rudimentär wird. Viele andere Forscher dagegen, wie Waldeyer, Gasser, Braun, Schwarz, interpretieren ihre Beobachtungen in ähnlicher Weise wie es oben von mir vorgetragen wurde. Waldeyer bemerkt (L. K. III[8] 1869), daß die Achsenorgane des Embryos auf Kosten des Primitivstreifens in die Länge wachsen in ähnlicher Weise, wie sich die Ursegmentplatten in immer neue Ursegmente differenzieren und dabei allmählich aufgebraucht werden. Gasser läßt den Primitivstreifen kürzer werden und sein Vorderende zurückweichen, indem es sich in Bestandteile des Embryokörpers, Chorda, Stammzone des Mesoderms und entsprechenden Teil des Entoderms, differenziert.

Am meisten aber stimmt mit der von mir gegebenen Darstellung und Deutung Schwarz überein. „Von Interesse war mir zunächst", erklärt er (L. K. III[1] 1889, p. 201), „daß der Primitivstreifen anfänglich wächst und dann sich verkürzt, wobei das Vorderende zurückweicht, indem sich auf seine Kosten das Hinterende des Embryos verlängert." Zutreffend ist namentlich auch seine Bemerkung, daß der neurenterische Kanal sich gleichfalls von vorn nach hinten verschieben müsse in dem Maße, als Chorda und Mesodermstreifen sich auf Kosten des Primitivstreifens verlängern (1889, p. 206). „Diese Verschiebung findet in der Weise statt, daß der Kanal anfangs sich nach hinten hin eröffne, während er von vorn her sich verschließe." Die Darstellung von Braun, daß im Primitivstreifengebiet außer dem von Gasser entdeckten neurenterischen Kanal noch eine zweite und dritte Durchbrechung (Kupffer'scher und Hoffmann'scher Kanal) bei manchen Vogelarten vorkommen, weist Schwarz als nicht zutreffend zurück.

Die Bildung von Schwanz und After.

Mit der Entwickelung von Schwanz und After bei den Vögeln haben sich Bornhaupt und Gasser, Kölliker und Schwarz beschäftigt. Da die Verhältnisse denjenigen der Säugetiere sehr ähnlich sind, über welche Untersuchungen jüngeren Datums vorliegen, so wollen wir uns hier nur auf das Wesentlichste und vor allen Dingen auf die Punkte beschränken, welche den Vögeln eigentümlich sind.

Wenn der Primitivstreifen den Höhepunkt seiner Entwickelung überschritten hat, beginnt er sich Schritt für Schritt zu verkürzen, was schon bei Hühnerembryonen mit 10 Ursegmenten sehr deutlich wahrzunehmen ist. Nach Gasser läßt er dann einen vorderen dickeren und einen hinteren, dünneren Abschnitt unterscheiden (Fig. 549 pr^1, pr^2).

Ersterer tritt schon am Ende des 2. Bruttages als Schwanzhöcker (Endwulst, Gasser) etwas über die Oberfläche der Keimhaut hervor; der dünnere Teil wird zur Anlage des Afters; ob er hierzu ganz aufgebraucht wird, oder ob noch, wie es von der Schildkröte (p. 849) und vom Schwein angegeben wird, ein Rest sich über die Afteranlage

hinaus fortsetzt und später verkümmert, muß noch durch eine eingehendere Untersuchung entschieden werden.

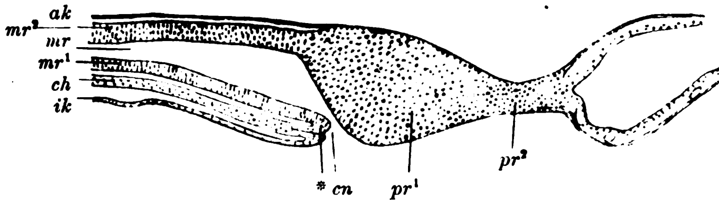
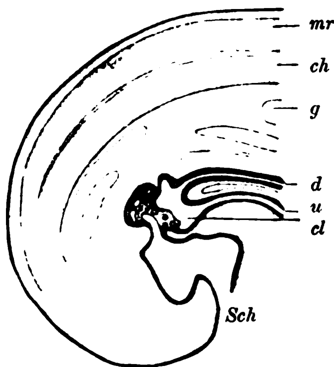


Fig. 549. Längsschnitt durch das hintere Ende eines Gänseembryos von 23 Ursegmenten, nach GASSER (1878, Taf. VIII, Fig. 1). *cn* Canalis neurentericus. pr^1, pr^2 verdickter vorderer, hinterer dünnerer Teil des Primitivstreifens. *ch* Chorda. *mr* Centralkanal des Medullarrohres. mr^1, mr^2 untere, obere Wand desselben. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. * Ursprungsstelle der Chorda an der vorderen Wand des Canalis neurentericus.

Beide Abschnitte des Primitivstreifens verändern ihre Lage gegeneinander, teils dadurch, daß das ganze hintere Körperende sich etwas ventralwärts umkrümmt, teils dadurch, daß der Schwanzhöcker immer mehr als Fortsatz selbständig nach hinten hervorwächst und sich über den Analteil des Primitivstreifens herüberlegt. Am 4. Bruttag ist diese Lageveränderung schon weit vorgeschritten. Infolgedessen kommt jetzt der Analteil, welcher eine Zeitlang das hinterste Ende der Embryonalanlage darstellte (Fig. 550 *cl*, Fig. 551 *afm*), viel weiter nach vorn als



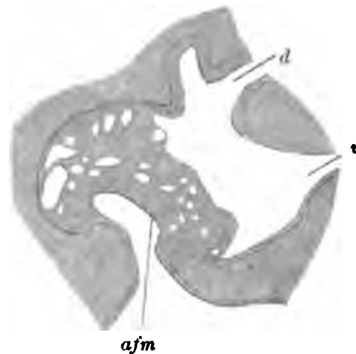


Fig. 550. Medianschnitt durch das Schwanzende eines 6 Tage alten Hühnerembryos, mit Kloake und Kloakenmembran, nach GASSER (1880, Taf. XII, Fig. 5). *mr* Medullarrohr. *ch* Chorda. *cl* Kloake. *d* Darm. *g* Gefäße. *u* Stiel der Allantois zur Kloake. *Sch* Schwanz.

Fig. 551. Die Cloakengegend der Fig. 550 ist stärker vergrößert, nach GASSER (1880, Taf. XII). Bezeichnungen wie Fig. 550. *afm* Aftermembran.

die Schwanzspitze (*sch*) und unter die Schwanzwurzel zu liegen. Dabei geht er aus der ursprünglichen horizontalen in eine vertikale Stellung über.

Der zur Afteranlage werdende hinterste Abschnitt des Primitivstreifens zeigt, wie es ja auch auf allen vorausgehenden Stadien (Fig. 530 und 536 *pr*) der Fall war, ursprünglich nur eine Ver-

schmelzung des äußeren und mittleren Keimblattes, unter welcher das Entoderm getrennt hinzieht. Von einem gewissen Zeitpunkt kommt es auch hier zu einer sekundären Verschmelzung mit dem Entoderm, so daß in der Afteranlage alle 3 Blätter eine Zeitlang zusammenhängen. Hierauf löst sich das mittlere Keimblatt von der Nahtstelle ringsum ab. Infolgedessen hängen äußeres und inneres Keimblatt direkt in einem gemeinsamen, ziemlich dicken Epithelstreifen zusammen, in der Afterleiste von Gasser oder der Aftermembran (Fig. 550 und 551 *afm*). Dieselbe erhält sich beim Hühnchen lange Zeit geschlossen. Nach den Angaben von Gasser, die v. Kölliker bestätigt, tritt die Eröffnung erst nach dem 15. Bruttage ein. Im Gegensatz zu anderen Tierklassen erreicht bei den Vögeln das Epithel der Aftermembran (Fig. 551 *afm*) eine nicht unbedeutende Dicke, bildet aber keine ganz kompakte Schicht, sondern ist früh schon hie und da von einzelnen Lücken durchsetzt; dabei erfährt das Epithel eine histologische Metamorphose, welche nach Gasser derjenigen des Schmelzorgans der Zähne ähnlich ist. „Hier wie dort“, bemerkt Gasser (1880, p. 305), „unterliegen die central gelegenen Zellen einem Schwund, der bei beiden dasselbe Endbild liefert, das Bild von ungemein rarefizierten, verästelten Zellen in einer bedeutend vermehrten Grundsubstanz, wenn man will, eine Verflüssigung oder gallertartige Umwandlung des Gewebes.“ An der Aftermembran entsteht die für die Vögel charakteristische Bursa Fabricii als eine dorsal gerichtete Ausstülpung.

Wie bei anderen Wirbeltieren setzt sich der Darm noch weiter nach hinten über die Aftermembran in den embryonalen Schwanz hinein fort und bildet hier den Schwanzdarm oder die Pars caudalis intestini. Seine Höhlung wird gegen die Schwanzspitze zu immer enger; eine Kommunikation mit dem Medullarrohr (Canalis neurentericus) konnte zu dieser Zeit weder von Gasser noch von Schwarz (L. K. III[1] 1889, p. 212) nachgewiesen werden. Nervenrohr, Chorda, Schwanzdarm, Mesoderm verlieren sich nach hinten in einer undifferenzierten Zellmasse, der Schwanzknospe, aus welcher sie das Material zu ihrem Längenwachstum beziehen. Später geht der Schwanzdarm bis zur Kloake ganz zu Grunde.

Die Keimblätter der Säugetiere und des Menschen.

Die größten Schwierigkeiten bereitet den Embryologen die Keimblattbildung bei den Säugetieren und beim Menschen nicht nur wegen der mühsamen und kostspieligen Art der Materialbeschaffung, sondern vornehmlich auch wegen der von anderen Wirbeltieren stark abweichenden Befunde. Obwohl die Eier klein und dotterarm sind und sich wie beim Amphioxus äqual furchen, ist doch der weitere Verlauf nichts weniger als ein ursprünglicher zu nennen. Auch die Kleinheit und alecithale Beschaffenheit der Eier scheint erst ein späterer Erwerb zu sein; denn wie noch eingehender gezeigt werden wird, sprechen viele Verhältnisse dafür, daß die Vorfahren der Säugetiere gleich den Reptilien und Vögeln dotterreiche Eier mit partieller Furchung besessen haben. Erst unter dieser Annahme werden die ersten Embryonalprozesse unserem Verständnis näher gerückt. Ueberhaupt ist die genaue Kenntnis der Sauropsidenentwickelung unerläßlich, um die Keimblattbildung der Säugetiere mit ihren vielen Eigentümlichkeiten richtig zu beurteilen. Eine Ausnahmestellung unter den Säugetieren nehmen

die Monotremen ein, indem sie einen Uebergang zu den Sauropsiden vermitteln. Deswegen und wegen der sehr abweichenden Art ihrer Keimblattbildung, deren Kenntnis leider noch sehr lückenhaft ist, empfiehlt sich für die Monotremen eine gesonderte Besprechung. Eine solche ist auch wegen der großen Seltenheit des Untersuchungsmaterials erforderlich. Der vorliegende Abschnitt zerfällt daher in 3 Unterabteilungen.

A. Die Monotremen.

Wie CALDWELL, HAACKE und SEMON festgestellt haben, sind die Eier der Monotremen ziemlich dotterreich und ähnlich wie bei den Vögeln aus einer Keimscheibe und aus weißen und gelben Dottersubstanzen aufgebaut, die in mehreren alternierenden Kugelschalen um eine centrale Latebra abgelagert sind. Ihr Durchmesser beträgt $3^1/_2$—4 mm, solange das Ei in der Gebärmutter verweilt, was nur sehr kurze Zeit der Fall ist. Von einer festen Keratinschale umhüllt, wird es nach außen abgelegt und in die Mammartasche aufgenommen, wo sein größter Durchmesser 15 bis $16^1/_2$ mm, der kleinste 12—13 mm beträgt. Die Uebereinstimmung mit dem Sauropsidenei geht noch weiter. Es findet eine partielle Furchung statt, durch welche eine kleine vielschichtige Zellplatte (Fig. 552 *k*) gebildet wird. Im weiteren Verlauf breitet sich dieselbe auf dem Dotter

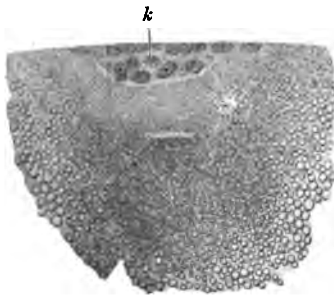


Fig. 552. Querschnitt durch eine Keimscheibe von Ornithorhynchus, nach SEMON (1894, Taf. IX, Fig. 34). *k* Keimscheibe.

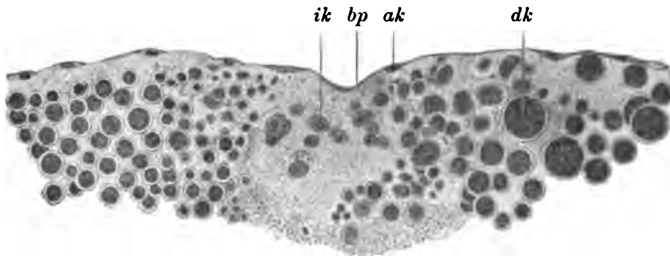


Fig. 553. Querschnitt durch einen älteren Keim von Echidna, mit beginnender Bildung des inneren Keimblattes, nach SEMON (1894, Taf. IX, Fig. 33). *bp* Blastoporus (?). *ak* äußeres Keimblatt. *ik* Zellen im Dotter, von welchen wohl die Entwickelung des inneren Keimblattes ausgeht. *dk* Dotterkugeln.

weiter aus und wandelt sich in eine dünne, einschichtige Keimhaut (Blastoderm) um (Fig. 553 *ak*).

Leider konnte SEMON, welchem wir die wichtigsten Aufschlüsse an diesem wertvollen und schwer zu erlangenden Material verdanken, die Bildung des inneren und des mittleren Keimblattes beim Fehlen der erforderlichen Stadien nicht genauer verfolgen. SEMON giebt nur an, daß etwa in der Mitte der einschichtigen Keimhaut eine kleine Grube auftritt, von welcher eine in den Dotter eindringende Zellwucherung

ausgeht, von welcher er auch einen Durchschnitt (Fig. 553 *bp*) abbildet. Er vermutet, daß von dieser Wucherung sich das Zellenmaterial für das innere Keimblatt herleitet. An einem älteren Ei (Fig. 554)

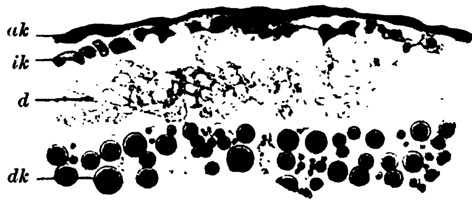


Fig. 554. Querschnitt durch den peripheren Bezirk der zweiblätterigen Keimhaut eines älteren Stadiums von Echidna, nach SEMON (1894. Taf. IX, Fig. 39). *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. *d* flüssiger Dotter unter der Keimhaut. *dk* Dotterkörner.

fand er 2 Keimblätter (*ak* und *ik*) fertig gebildet und giebt von ihnen, da das Embryonalschild bei der Präparation zerstört war, einen Durchschnitt durch den peripheren Bezirk. Man sieht eine einschichtige Lage dünner Ektodermzellen (*ak*) und von ihr durch einen Spalt getrennt und dem Dotter (*d*) aufliegend eine zweite einfache Lage dünnerer Entodermzellen (*ik*). Es ist für das Verständnis der Säugetierentwickelung dringend zu wünschen, daß wir bald durch eingehendere Untersuchungen, die ein Gelehrter an Ort und Stelle selbst ausführt, ein vollständigeres Bild über die, wie es scheint, in jeder Beziehung außerordentlich wichtige und interessante Bildung der Keimblätter der Monotremen gewinnen.

B. Die übrigen Säugetiere.

Als Untersuchungsobjekt für den Embryologen nimmt unter den Säugetieren das Kaninchen eine ähnliche Stellung ein, wie etwa das Hühnchen unter den Vögeln. Keimblasen vom Kaninchen sind leichter zu beschaffen und bequemer zu untersuchen, als die meisten anderen Objekte. Sie sind daher auch am häufigsten zum Gegenstand embryologischer Arbeiten gemacht worden, von BISCHOFF, HENSEN und KÖLLIKER, von RAUBER, VAN BENEDEN, STRAHL, RABL, ASSHETON und GIACOMINI.

Je mehr man den Wert der vergleichenden Forschungsweise schätzen lernte, um so mehr wuchs der Eifer der Embryologen, die Forschung auf viele Ordnungen und Arten der Mammalia auszudehnen und sich auch selbst in den Besitz von seltenerem Untersuchungsmaterial unter Aufwand erheblicher Kosten und Mühen zu setzen. Besonders aus der Ordnung der Nagetiere, wo man die interessante Erscheinung der sogenannten „Umkehr der Keimblätter“ entdeckte, wurden viele Vertreter untersucht: das Meerschweinchen, die Maus, die Ratte etc. von REICHERT, BISCHOFF, LIEBERKÜHN, HENSEN, V. SPEE, SELENKA, KUPFFER, FRASER, DUVAL u. a. Die Blätterbildung bei den Carnivoren (Hund, Katze) wurde von BISCHOFF, BONNET, FLEISCHMANN, bei den Wiederkäuern (Reh, Schaf) von BISCHOFF, BONNET, ASSHETON, bei dem Schwein von KEIBEL und WEYSSE bearbeitet. Mit den Insectivoren (Talpa, Sorex, Erinaceus, Tupaja) beschäftigten sich HEAPE, KEIBEL, HUBRECHT. (Aus Versehen ist HUBRECHT in der historischen Einleitung [p. 59] als Bearbeiter der Entwickelung der Nagetiere aufgeführt worden, was ich hierdurch richtig stelle.) Die Chiropteren fanden ihre erfolgreichen Bearbeiter in ED. VAN BENEDEN, JULIN und DUVAL. — SELENKA unternahm ferner die mühselige, aber dankbare Aufgabe, sich durch Züchtung verschiedener Beuteltiere ein kostbares Untersuchungsmaterial zu verschaffen

Durch Reisen in die Tropen gelangten endlich HUBRECHT und SELENKA auch in den Besitz wertvoller früher Entwickelungsstadien von Halbaffen (Tarsius) und mehrerer Affenarten. Trotzdem durch solche mühsame Arbeit nach verschiedenen Richtungen das Verständnis von der Keimblattbildung bei den Säugetieren gefördert wurde, geht das Urteil der Forscher in Fragen von fundamentaler Bedeutung noch weit auseinander.

Erste Phase der Blätterbildung.

Zur Einführung in die charakteristischen Verhältnisse der Keimblattbildung bei den Säugetieren soll uns in erster Linie die Keimblase des Kaninchens dienen. An diesem Objekt hat ED. VAN BENEDEN das unmittelbar an den Furchungsprozeß sich anschließende Stadium als Metagastrula gedeutet. Er beobachtete, 70 Stunden, nachdem das Kaninchen belegt worden war, an den aus der Gebärmutter herauspräparierten Eiern eine äußere einfache Lage kubischer Embryonalzellen, welche einen central gelegenen Streifen von dunkleren, weil mit Dotterkörnchen reichlicher durchsetzten Zellen umschlossen. Er deutete jene als Epiblast, diese als Entoblast, und da die breiteren Zellen an einer kleinen Stelle von der helleren oberflächlicheren Schicht unbedeckt blieben, glaubte er in ihr den Blastoporus erblicken zu müssen. Wenn nun auch die Beobachtungen ohne Zweifel richtig sind, da SELENKA und HEAPE, HUBRECHT und DUVAL an anderen Objekten Aehnliches gesehen haben, so spricht doch der weitere Verlauf der Entwickelung gegen die Deutung, daß schon auf einem so frühen Stadium eine Gastrulation bei dem Kaninchen stattgefunden habe. Die Deutung ist daher später von VAN BENEDEN selbst, als er sich mit der Untersuchung der nachfolgenden Stadien eingehender beschäftigte, wieder aufgegeben worden, und so hätte sie auch in dieser Darstellung weniger hervorgehoben zu werden brauchen, wenn nicht DUVAL auf Grund seiner Untersuchungen der Embryologie der Fledermäuse für die Lehre von der Metagastrula wieder energisch eingetreten wäre und sie zur Grundlage seiner Auffassung von der Keimblattbildung der Säugetiere gemacht hätte. Trotz der von DUVAL angeführten Gründe scheint mir aber die Lehre auch jetzt nicht durchführbar zu sein im Hinblick auf den weiteren Verlauf der Entwickelung, besonders im Hinblick auf die von fast allen Forschern gegebene Darstellung, daß die trüben, an Dotterkörnern etwas reicheren Zellen, welche das Entoderm der Metagastrula darstellen sollen, zum größten Teil zur Bildung des äußeren Keimblattes später verbraucht werden, und daß die deutliche Sonderung eines inneren Blattes erst auf einem viel vorgerückteren Stadium bemerkbar wird.

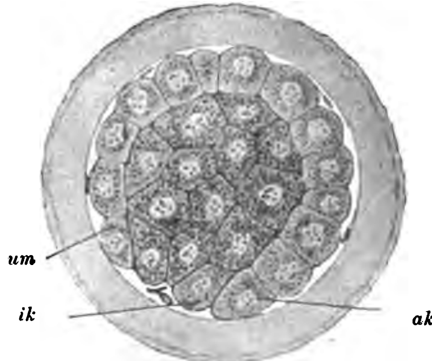


Fig. 555. Kaninchenei auf einem Stadium, das VAN BENEDEN als Metagastrula gedeutet hat, nach VAN BENEDEN (L. K. III[9] 1880). (Taf. IV, Fig. 1). *ak* äußeres, *ik* inneres Keimblatt. *um* Zelle am Rand des Blastoporus.

Zu diesem Ergebnis kommt auch Van Beneden in seiner neuesten Arbeit über die Entwickelung der Fledermäuse (L. K. III [9] 1899, p. 317): „Je crois pouvoir affirmer, en ce qui concerne le murin, que chez ce

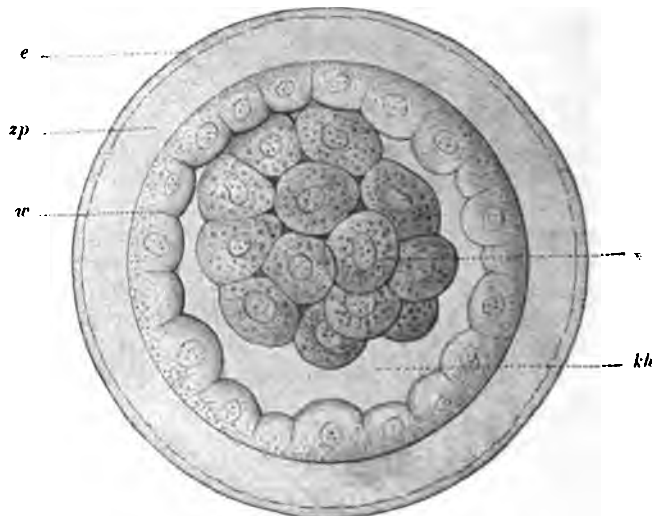


Fig. 556. Keimblase eines Kaninchens, nach E. Van Beneden. *e* Eiweißhüllen. *zp* Zona pellucida. *w* aus einfacher Zellenlage aufgebaute Wand der Keimblase. *kh* Furchungshöhle, die sich allmählich zur Keimblasenhöhle erweitert. * Haufen von Embryonalzellen.

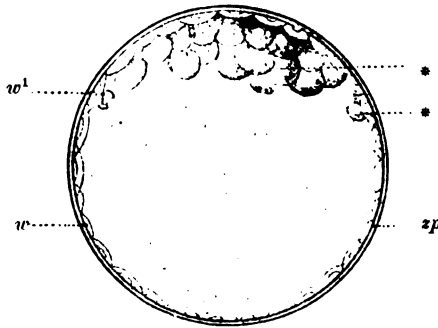


Fig. 557. Aeltere Keimblase eines Kaninchens, nach E. Van Beneden. *zp* Zona pellucida. *w* einfache, noch mehr als in Fig. 556 verdünnte Wand der Keimblase. * Haufen der Embryonalzellen von Fig. 556, abgeplattet zu einer Scheibe, die den abgeplatteten Zellen der Blasenwand *w'* anliegt.

Cheiroptère, comme chez le lapin, les deux feuillets de l'embryon procèdent l'un et l'autre, entièrement et exclusivement, de la masse cellulaire interne de l'œuf segmenté, que la couche enveloppante n'intervient en rien dans l'édification de l'embryon proprement dit.“

Die Metagastrula von Duval gehört nach unserer Ansicht noch zum Furchungsprozeß, an welchen sich, ehe es zur Keimblattbildung kommt, erst das Stadium der Keimblase anschließt. Die Vesicula blastodermica bildet sich dadurch, daß zwischen der centralen Zellmasse, dem vermeintlichen Entoderm der Metagastrula, und der Schicht der oberflächlichen, fester zusammenschließenden Elemente auf einer Seite ein Spaltraum entsteht, sich außerordentlich rasch vergrößert und die centrale Zellmasse an die Blasenwand andrängt, wo er längere Zeit einen vorspringenden Hügel, den Furchungskugelrest von Bischoff, die masse entodermique von Duval, den Embryonalknoten von Hubrecht, bildet (Fig. 556 u. 557). Die das Blastocöl aus-

füllende Flüssigkeit enthält in größerer Menge gelöste Albuminate, die nur durch Resorption von der Schleimhaut der Gebärmutter aufgenommen sein können und beim Kochen oder bei Zusatz von Säuren ein weißes Gerinnsel liefern, was schon REGNIER DE GRAAF bekannt war. Mit der Ausdehnung verdünnt sich die Blasenwand außerordentlich und besteht schließlich aus einem zierlichen Mosaik größerer, polygonaler Elemente, die fast so fein wie Endothelzellen sind. Die Vergrößerung geht bei manchen Säugetieren so rasch, daß beim Kaninchen am 7., 8. und 9. Tag das ursprünglich kaum sichtbare Ei die Größe einer Erbse oder eines GRAAF'schen Bläschens erreicht hat, und da es wie dieses mit einer gerinnenden Flüssigkeit erfüllt ist, wird der Irrtum REGNIER DE GRAAF's und seiner Nachfolger leicht erklärbar und nicht minder wird es entschuldbar, daß sie den ganzen bläschenförmigen Follikel des Eierstockes dem Dotter des Hühnereies verglichen und für das Ei der Säugetiere gehalten haben.

Bei einigen anderen Säugetieren bleibt die Keimblase klein, wie bei den meisten Nagetieren, bei Insectivoren und Chiropteren. Wegen der verschiedenen Beurteilung dieses Stadiums gebe ich zum Vergleich mit der Keimblase des Kaninchens noch zwei weitere Abbildungen nach DUVAL und HUBRECHT: 1) von der Keimblase der Fledermaus (Fig. 558) und 2) der Spitzmaus (Sorex, Fig. 559). In allen diesen Figuren, deren Zahl sich aus der Litteratur noch leicht vermehren läßt, stellt der Embryonalknoten nichts anderes als eine Verdickung der sonst einschichtigen Blasenwand dar; die Bedeutung eines besonderen Keimblattes kann er nicht beanspruchen, da er durch keinen Spalt von der oberflächlichen Zellenhaut abgetrennt ist. Zwar bietet letztere ein etwas abweichendes Aussehen dar, da ihre Elemente platter sind und fester hautartig zusammenschließen. Aber das ist eine Erscheinung, die sich in ähnlicher Weise in allen Wirbeltierklassen auf dem Morula- und Blastulastadium findet, bei Fischen, bei Amphibien, bei Reptilien und Vögeln. Sie läßt sich daher auch nicht verwerten, um die oberflächliche Zellenlage wegen ihrer besonderen Differenzierung als ein eigenes Keimblatt vom Embryonalknoten oder dem Furchungskugelrest zu unterscheiden.

Fig. 558.



Fig. 559.

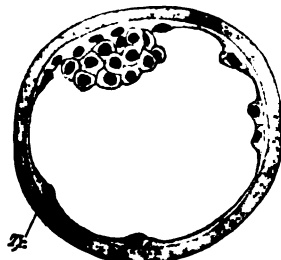


Fig. 558. Keimblase der Fledermaus, nach DUVAL (A. L. III[10] 1899, Taf. I, Fig. 32).

Fig. 559. Keimblase von Sorex vulg., nach HUBRECHT (L. K. III[9] 1892, Taf. XXXVI, Fig. 7).

Wenn wir nach vergleichbaren Punkten in der Entwickelung der Säugetiere und der Sauropsiden suchen, so würde ich die verdickte Stelle ihrer Keimblasenwand der zelligen Keimscheibe der Reptilien und Vögel vergleichen. Zu Gunsten dieser Ansicht sprechen die Befunde, welche SEMON am Ei der Monotremen erhalten hat. Die Höhle der Keimblase würde dann, wenn die Ansicht richtig ist, daß in der Vorfahrenreihe die Eier der Säugetiere dotterreicher gewesen sind, einmal von Dotter ausgefüllt gewesen sein, wie noch jetzt bei

den Monotremen. Somit kann ich auch dem Vergleich von OSCAR SCHULTZE nicht zustimmen, nach welchem der Embryonalknoten der Säugetiere der vegetativen Hälfte von der Keimblase der Amphibien entsprechen würde, wie er in seinem Lehrbuch in einer Reihe schematischer Figuren zur Darstellung gebracht hat.

Wie schon hervorgehoben, erlangt in manchen Säugetierordnungen die Keimblase sehr frühe eine ganz außerordentliche Größe, während die eigentliche Embryonalanlage, die verdickte Stelle ihrer Wand, immer sehr klein bleibt; dabei nimmt sie eine sehr verschiedene Form an, welche für die Vertreter der einzelnen Sängetierklassen charakteristisch ist. Bei den Beuteltieren, bei denen sie von SELENKA beschrieben worden ist, bei den Primaten, beim Menschen u. a. behält sie eine einfache kugelige Gestalt; beim Kaninchen, bei Raubtieren etc. wird sie ellipsoid oder tonnenförmig; bei den Wiederkäuern, Schweinen u. a. wächst sie zu einem außerordentlich langen und feinen Schlauch aus, der sich in den Hörnern des Uterus bicornis einbettet. Ein solcher ist vom Schaf in Fig. 560 auf $^{2}/_{3}$ verkleinert

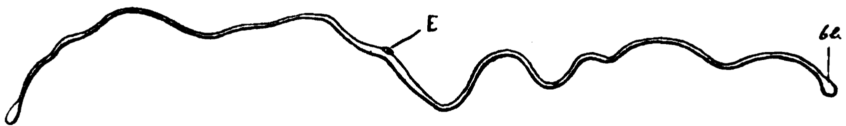


Fig. 560. Langer Eischlauch des Schafes 12 Tage $2^{1}/_{4}$ Stunde nach der Begattung, auf $^{2}/_{3}$ verkleinert, nach BONNET (1884, Taf. XI, Fig. 37). *E* Embryonalschild. *bl* blasenartige Erweiterung des Schlauches an seinen Enden.

dargestellt, nach einem Präparat von BONNET, welches 12 Tage 2 Stunden nach der Begattung in Kochsalzlösung aus dem Uterushorn isoliert wurde. Noch eine viel beträchtlichere Länge erreichen die fast fadenartig werdenden Eischläuche beim Schwein. Wie KEIBEL bemerkt, gelingt es nur bei einiger Uebung und viel Geduld, einen so langen, feinen Schlauch aus dem Horn der Gebärmutter heraus zu präparieren. Denn sie liegen bei solcher Länge nicht gestreckt in den Uterusschläuchen, sondern sind vielfach gefaltet und in Schlingen gelegt. Noch etwas ältere isolierte Eischläuche erreichten sogar eine Länge von mehr als 1 m. Unter diesen Umständen wird man es begreiflicher finden, daß HARVEY bei Rehen und Hirschkühen, HALLER und KUHLEMANN in den ersten 14 Tagen nach der Begattung weder Eier noch Embryonen überhaupt aufzufinden im stande waren, da sie sich an gerade besonders schwierige Objekte herangewagt hatten, während REGNIER DE GRAAF bei den viel leichter aufzufindenden Keimblasen des Kaninchens mit Erfolg belohnt wurde, ein Beispiel, wie bei wissenschaftlichen Erfolgen auch von dem Zufall viel mit abhängt.

Auf den folgenden Blättern wird uns jetzt fast ausschließlich der kleine Bezirk der Keimblasenwand beschäftigen, welcher durch den Furchungskugelrest zum Embryonalknoten verdickt ist. Denn von ihm allein nehmen alle weiteren Bildungsprozesse ihren Ausgang. Die nächste Veränderung ist, daß der anfänglich mehr lockere Haufen der Embryonalzellen sich unter weiterer Vermehrung und Größenabnahme derselben zu einer flachen Scheibe abplattet und daß nach einiger Zeit an der inneren Fläche der Scheibe sich ein zweites Keimblatt

zu entwickeln beginnt. Bei Betrachtung von der Fläche setzt sich die Scheibe (Fig. 561) sowohl bei frisch untersuchten, als auch bei gehärteten und gefärbten Keimblasen infolge ihrer größeren Dicke und Undurchsichtigkeit von ihrer Umgebung ziemlich scharf ab; meist ist sie von ovaler Form; zuweilen läßt sie an ihrem hinteren Rand eine kleine Einkerbung erkennen, wie es Bonnet an Keimblasen vom Hund (Fig. 561 *k*) öfters beobachtet hat. Sie soll von der Zeit ab, wo sich das innere Blatt an ihr zu entwickeln beginnt, als der Embryonalschild (Area embryonalis), tâche embryonnaire (Van Beneden) bezeichnet werden.

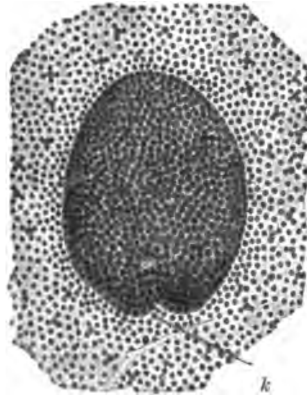


Fig. 561. Embryonalschild mit Randkerbe (*k*) eines Hundeeies 16 Tage nach der letzten Begattung, nach Bonnet (L. K. III[9] 1897, Taf. XXXII, Fig. 15).

An Durchschnitten durch den zweiblätterigen Embryonalschild (Fig. 562) zeigt sich das äußere Keimblatt bei den meisten Säugetieren aus kleinen kubischen oder cylindrischen Zellen zusammengesetzt,

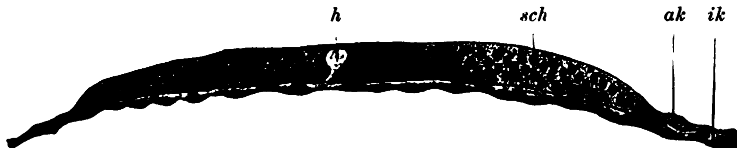


Fig. 562. Querschnitt durch den Embryonalschild eines Hundeeies 11 Tage nach der letzten Begattung. Nach Bonnet (l. c. Taf. XXX, Fig. 13). *ak, ik* äußeres und inneres Keimblatt. *sch* Embryonalschild. *h* Höhlung im Schild.

welche nach seinem Rande zu niedriger werden und so in die außerordentlich abgeplatteten, großen, polygonalen Elemente der übrigen Keimblasenwand übergehen. Die kubischen oder cylindrischen Ektoblastzellen sind es einzig und allein, welche durch ihre größere Dicke bei Flächenbetrachtung und auf Durchschnitten das Bild des Embryonalschildes hervorrufen, welches nur so weit reicht, als eine Ektodermverdickung eingetreten ist. Das unter ihnen entstandene innere Keimblatt stellt von Anfang an ein sehr zartes und dünnes Häutchen stark abgeplatteter, großer, in einfacher Lage nebeneinander gefügter Zellen dar. Diese bieten, bei stärkerer Vergrößerung untersucht, ein zierliches Bild dar, wie die der Abhandlung Van Beneden's (L. K. III[9] 1880, p. 61 bis 63) entnommene Fig. 563 lehrt. Nur in unmittelbarer Umgebung der Kerne ist das Protoplasma etwas reichlicher angehäuft, denn nach der Peripherie geht es in ein Netzwerk feiner Fäden über, welches von einer Zelle zur anderen eine kontinuierliche Verbindung herzustellen scheint. An frischen oder mit Osmiumsäure fixierten Präparaten gewinnt man den Eindruck, als ob das innere Keimblatt aus einem Syncytium bestände. Das ist indessen nicht der Fall; denn bei der Behandlung einer frischen Keimblase mit Argentum nitricum erhält man, wie bei einer Endothelhaut, feine, schwarze Silberlinien, durch welche polygonale Zellplatten gegeneinander abgegrenzt werden.

Bei seiner ersten Anlage ist das innere Keimblatt allein auf den Embryonalschild beschränkt; es besitzt in seiner Peripherie in ähnlicher Weise, wie es schon für das Hühnerei beschrieben wurde,

Fig. 563.

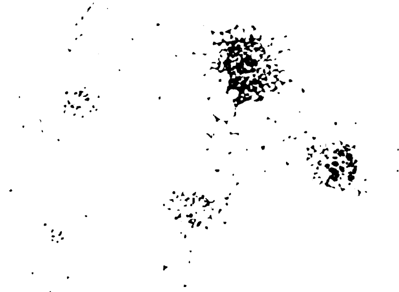


Fig. 564.



Fig. 563. Zellen des Entoblastes eines Kanincheneies vom zweiblätterigen Blastoderm. Zellgrenzen nicht sichtbar. Vakuoliges Protoplasma. Nach Van Beneden (L. K. III [9] 1880, Taf. VI, Fig. 9).

Fig. 564. Dasselbe nach Behandlung mit Argentum nitricum. Nach Van Beneden (l. c. Taf. VI, Fig. 10).

einen freien unregelmäßigen Rand, über welchen hinaus die Keimblasenwand nur vom äußeren Keimblatt gebildet wird. Allmählich aber breitet es sich vom Embryonalschild aus immer weiter nach dem entgegengesetzten Pol zu aus, indem von seinem Rand aus einzelne Elemente gleich Wanderzellen weiter vordringen (Fig. 565–567). Schon Bischoff hat in seinen Untersuchungen der Kaninchenentwickelung in trefflichen Abbildungen (Fig. 565–567) gezeigt, wie die Keimblasenwand in immer größerer Ausdehnung doppelblätterig wird. In den einzelnen Säugetierordnungen spielt sich dieser Vorgang mit

Fig. 565.



Fig. 566.

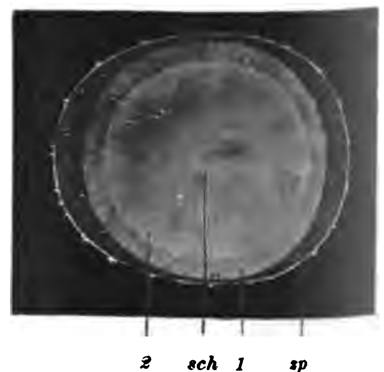


Fig. 565. 7 Tage altes Kaninchenei in seitlicher Ansicht. Nach Bischoff (A. L. III [10] 1842, Taf. VIII, Fig. 41 C).

Fig. 566. Dasselbe von oben gesehen. Nach Bischoff (l. c. Taf. VIII, Fig. 41 B). *2* zweiblättriger Bezirk der Blasenwand, der aus äußerem und innerem Keimblatt besteht. *1* einblättriger Bezirk, der nur aus äußerem Keimblatt besteht. *sch* Schild. *zp* Zona pellucida.

verschiedener Geschwindigkeit ab. So fand Bonnet (L. K. III[9] 1897, p. 465) beim Schaf und Hunde schon die ganz jungen Keimblasen vollkommen doppelblätterig, während beim Kaninchen, der Fledermaus und wohl auch bei anderen Säugetieren das innere Keimblatt sich erst sehr

Fig. 567.

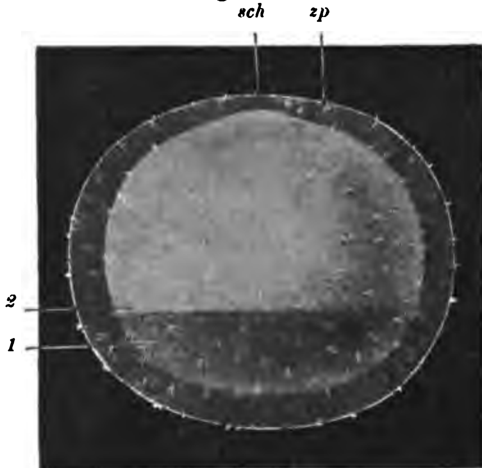


Fig. 568.

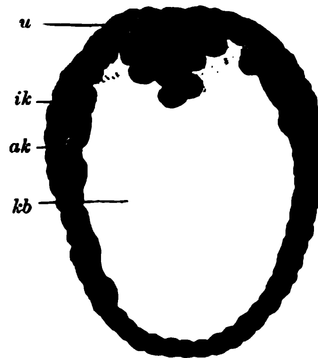


Fig. 567. Etwas älteres Kaninchenei als das in Fig. 565 dargestellte, in seitlicher Ansicht. Nach Bischoff (l. c. Taf. IX, Fig. 42 C). Bezeichnungen wie in Fig. 566.

Fig. 568. Längsschnitt durch eine eiförmige Gastrula vom Didelphys virginica Nach Selenka (A. L. III[10] 1886, Taf. XVIII, Fig. 2). *ak*, *ik* äußeres und inneres Keimblatt. *kb* Keimblasenhöhle, die zur Urdarmhöhle wird. *u* Urmund, der durch einen Haufen von Entodermzellen verschlossen wird.

spät oder gar nicht am Gegenpol der Keimblase schließt, so daß diese in letzterem Fall überhaupt in wechselnder Ausdehnung einblätterig bleibt.

In welcher Weise kommt bei den Säugetieren die erste Anlage des inneren Keimblattes zu stande? Nach der Lehre von der Metagastrula, wie sie Duval weiter ausgebildet hat, soll der Furchungskugelrest (masse mésodermique) schon das innere Keimblatt sein und soll sich das Zellenmaterial nur in der Fläche mehr auszubreiten haben; die verdickte Stelle im äußeren Keimblatt, welche später den Embryonalschild ausmacht, soll von einer Wucherung der primären oberflächlichen oder abgeplatteten Zellen herrühren. Ich kann diese Ansicht nicht teilen, einmal weil ich in den früheren Stadien nach den vorliegenden Abbildungen und Darstellungen eine scharfe Sonderung in 2 Blätter überhaupt nicht erkennen kann, und zweitens weil fast alle Untersucher der Säugetierentwickelung angeben, daß der Furchungskugelrest Zellenmaterial für jedes der sich später sondernden, primären Keimblätter liefert. Wenn letzteres der Fall ist, wie ich annehme, so ist die Frage zu entscheiden: Geschieht die Bildung des inneren Keimblattes durch Delamination von der Innenfläche des sich zur Scheibe ausbreitenden Furchungskugelrestes, wie von mancher Seite angegeben wird, oder geschieht sie durch eine Art von Einstülpung von einer Stelle der Blasenwand aus, wie von anderen Forschern wahrscheinlich gemacht wird? Ist im letzteren Falle eine Stelle am Embryonalschild vorhanden, welche als Blastoporus gedeutet werden

kann, eine Stelle, an welcher sich ein Umschlag des äußeren ins innere Keimblatt oder wenigstens ein Zusammenhang beider nachweisen läßt? Wie bei den Vögeln sind auch bei den Säugetieren die Untersuchungen über diese Fragen noch sehr wenig zufriedenstellend, so daß ein abschließendes Urteil über die Wege, auf denen sich das einblätterige in das doppelblätterige Stadium umwandelt, noch nicht gefällt werden kann. Wir müssen uns daher darauf beschränken, aus der Litteratur einzelne Beobachtungen von SELENKA, KEIBEL, HEAPE, HUBRECHT und BONNET mitzuteilen, welche sich zu Gunsten der zweiten oben ausgesprochenen Ansicht verwerten lassen.

In seiner Entwickelungsgeschichte vom Beuteltier Didelphys beschreibt SELENKA (A. L. III [10] 1886, p. 117) 8 Keimblasen, die er 10 Stunden nach Beginn der Furchung bei Eröffnung eines Weibchens erhielt und von denen er angiebt, daß sie sich auf dem Gastrulastadium befinden. Nach dem hinteren Rande des durch die größere Höhe der Ektodermzellen kenntlichen Embryonalschildes nämlich fiel ihm eine kleine Stelle auf, welcher von innen her ein Ballen von Gerinnsel aufgelagert war (Fig. 569). In 3 Fällen konnte hier eine kleine Oeffnung, „eine

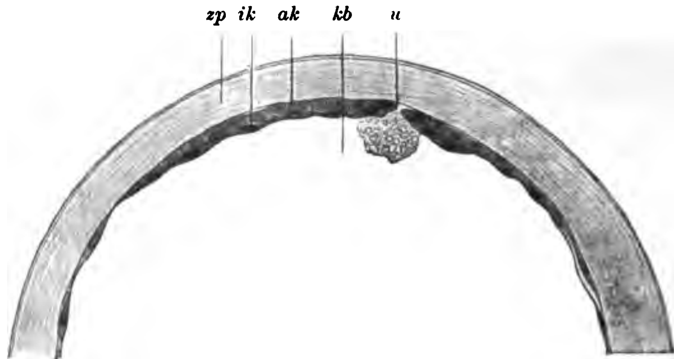


Fig. 569. Schnitt durch den Blastoporus einer Gastrula von Didelphys, 10 Stunden nach Beginn der Furchung. Der Schnitt geht durch die Längsachse des zukünftigen Embryos. Nach SELENKA (1886, Taf. XVIII, Fig. 3). *ak, ik* äußeres und inneres Keimblatt. *kb* Keimblasenhöhle, die zur Urdarmhöhle wird. *u* Urmund, der durch ein Gerinnsel verschlossen ist. *zp* Zona pellucida.

Zellenlücke“, nachgewiesen werden. SELENKA deutet die Stelle als Blastoporus und bildet von ihr auch einen Durchschnitt ab, an welchem man in der Gegend des Gerinnsels ein kleines Loch und den Uebergang der äußeren in die innere Zellenschicht wahrnimmt. Auch bemerkt er, daß sich mehrfach karyokinetische Figuren in den dem Blastoporus zunächst gelegenen Zellen vorfanden. Auf etwas weiter vorgerückten Stadien (Fig. 570), auf welchen sich das innere Keimblatt an der Innenfläche zu einem rings geschlossenen Sack ausbreitet, ist nach den Angaben von SELENKA der Ort des Blastoporus für einige Zeit nicht mehr erkennbar, da das früher bemerkte Gerinnsel, sowie die Oeffnung verschwunden ist. Erst mit dem Auftreten des Primitivstreifens wird wieder eine als Blastoporus zu deutende Stelle erkennbar.

Einen ähnlichen Befund wie SELENKA vom Opossum hat KEIBEL (L. K. III [9] 1889, p. 52) in einem Fall von einer 5 Tage alten Keimblase vom Kaninchen erhalten, die zur Hälfte noch einschichtig war. In einem

Stadium, welches der Bildung des Primitivstreifens beträchtlich vorangeht, konnte er eine Verbindung der beiden Schichten des zweiblätterigen Keimes, und zwar an einer ganz beschränkten Stelle, nach-

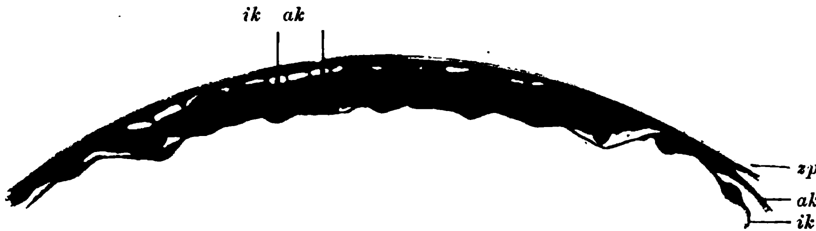


Fig. 570. Schnitt durch die Mitte des Embryonalschildes einer Gastrula von Didelphys virginica 24 Stunden nach Beginn der Eifurchung. Nach SELENKA (1886, Taf. XIX, Fig. 3). *ak*, *ik* äußeres und inneres Keimblatt. *zp* Zona pellucida.

weisen; „es scheint hier", bemerkt dazu KEIBEL, „ein Uebertreten von Zellen aus der oberen in die untere Schicht stattzufinden. Ich habe dergleichen Bilder bis dahin nicht wieder erhalten und erwähne den Befund deswegen hier nur anhangsweise, da ich wohl weiß, daß ein vereinzelter Befund nicht beweisend sein kann; aber zusammengehalten mit den Bildern vom Opossum bei SELENKA und vom Maulwurf bei HEAPE, erscheint er mir doch nicht ganz ohne Wert."

Der Befund von HEAPE (A. L. III [10] 1883, Sep., p. 17) beim Maulwurf betrifft ein etwas älteres Stadium kurz vor dem Auftreten des Primitivstreifens. Auf dem Längsschnitt durch den ovalen Embryonalschild (Fig. 571) zeigt sich am hinteren Rande eine sehr feine Oeffnung,

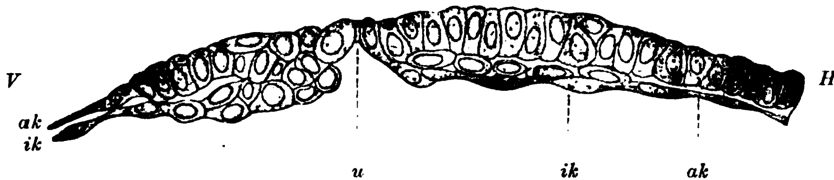


Fig. 571. Medianschnitt durch den Embryonalschild eines Maulwurfkeimes, und zwar durch den Teil, in welchem sich der Primitivstreifen zu bilden begonnen hat. Nach HEAPE. *u* Urmund. *ak*, *ik* äußeres und inneres Keimblatt. *V* vorderes, *H* hinteres Ende.

welche die Keimblätter durchbohrt. An ihrem Rande hängen äußeres und inneres Keimblatt untereinander zusammen und beginnen bereits auch einige Mesoblastzellen aufzutreten. Die Oeffnung, welche von HEAPE für den Vorläufer des neurenterischen Kanals gehalten wird, ist nach innen weiter als nach außen. HUBRECHT hat einen sehr deutlichen Blastoporus an Keimen von Erinaceus und Sorex beobachtet. Näheres hierüber ist in einem Nachtrag zum Abschnitt über Säugetiere (p. 945) nachzulesen.

Endlich hat BONNET (L. K. III [9] 1897, p. 462) an jungen Embryonalschilden vom Hund Befunde gemacht, welche sich wohl den besprochenen anreihen lassen. Oefters sah er am hinteren Rand des ovalen Embryonalschildes (Fig. 572) eine auffallend sichelförmige Trübung und eine Einkerbung, welche dem hinteren Ende seiner Längsachse entsprach, ferner in einiger Entfernung von ihr „eine kleine, 10 μ im Durchmesser haltende, scharf umrandete Oeffnung, welche die rosettenförmig angeordneten Ektodermzellen mit vollkommen glatten Flächen

umgeben". Die Oeffnung führt in einen kurzen, allein das äußere Keimblatt in schräger Richtung durchbohrenden Kanal, der sich nach abwärts trichterförmig verengt. Unter ihm geht das innere Keimblatt geschlossen hinweg, ohne zu der Perforation in irgend eine Beziehung zu treten. Solche Oeffnungen hat Bonnet im ganzen 3mal an gleichaltrigen Keimblasen beobachtet. Daß sie keine Artefakte, etwa Stichverletzungen, sind, hält er für bewiesen, einmal durch ihr Vorkommen bei gleichen oder nahezu gleichen Entwickelungsformen, weiter durch ihre Kleinheit und endlich durch die vollkommen glatten Konturen der sie begrenzenden Zellen.

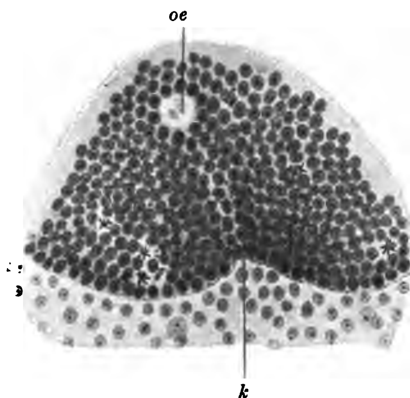


Fig. 572. Das hintere Ende des Schildes (Fig. 561), stärker vergrößert. Nach Bonnet (l. c. Taf. XXXII, Fig. 16). *k* Randkerbe. *oe* Oeffnung.

Ueber die Bedeutung der Befunde hat sich Bonnet mit großer Reserve ausgesprochen. Indem er sie mit den oben beschriebenen Bildern von Selenka, Keibel und Heape vergleicht, bemerkt er: „Man sieht, die Bedeutung dieser in verschieden weit entwickelten Embryonalschilden des Opossums, Kaninchens, Maulwurfs und Hundes beobachteten Oeffnungen ist noch nichts weniger als vollkommen klargestellt. Diese Umstände zwingen zu vorsichtiger Reserve. Ich bin im Zweifel, ob die Oeffnungen im Hundeschild mit den von anderen Autoren gesehenen verglichen werden dürfen und was sie bedeuten" (L. K. III[9] 1897, p. 472).

Wie man aus den zusammengestellten Befunden und ihren Deutungen ersieht, ist die Bildungsweise des inneren Keimblattes bei den Säugetieren ebensowenig wie bei den Vögeln in überzeugender Weise aufgeklärt. Auf eine Ansicht endlich, nach welcher die Gastrulation bei den Säugetieren in ein noch späteres Stadium der Entwickelung fallen und die hier als inneres Keimblatt gedeutete Zellenlage gar nicht dem inneren Keimblatt des Amphioxus und der Amphibien etc. entsprechen, sondern ein Paraderm oder Lecithophor sein soll, wird erst in einem späteren Abschnitt eingegangen werden.

Um die Beschreibung des zweiblätterigen Keimes noch weiter zu vervollständigen, haben wir uns zum Schluß noch mit Verhältnissen zu beschäftigen, welche nur für einige Ordnungen der Säugetiere charakteristisch sind, in anderen aber fehlen; ich meine die „Rauber-sche Deckschicht" und die durch eigentümliche Entwickelungsprozesse bedingte „Umkehr der Keimblätter".

Die Deckschicht und die Umkehr der Keimblätter.

Während bei vielen Säugetieren der Embryonalschild von der ersten Zeit seiner Ausbildung an aus kubischen oder cylindrischen Zellen, meist in einfacher Lage, besteht, wie es oben für Keimblasen von Didelphys (Fig. 570) und vom Hund (Fig. 562) beschrieben worden ist, findet sich in anderen Fällen auf der Außenfläche des

Schildes noch eine besondere Schicht großer, ganz abgeplatteter Zellen, welche den cylindrischen oder kubischen Elementen unmittelbar angeschmiegt sind und am Rand des Schildes sich in die großen, polygonalen Plattenzellen der ektodermalen Keimblasenwand fortsetzen (Fig. 573 u. 574).

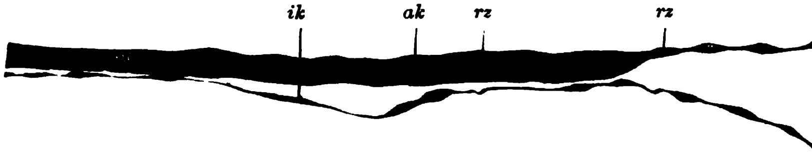


Fig. 573. Schnitt durch den Embryonalschild eines Kaninchens 5 Tage nach der Empfängnis. Nach KÖLLIKER (L. K. III[9] 1882, Taf. IV, Fig. 28). *rz* RAUBERsche Deckschicht. *ak, ik* äußeres und inneres Keimblatt.

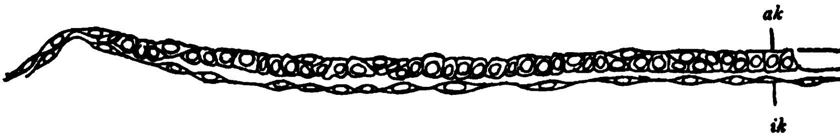


Fig. 574. Querschnitt durch den fast kreisrunden Embryonalschild eines Kaninchenkeims von 6 Tagen und 9 Stunden (Durchmesser 0,8 mm). Nach BALFOUR. *ak, ik* äußeres, inneres Keimblatt. Der Schnitt zeigt den eigentümlichen Charakter der oberen Schicht mit einer gewissen Anzahl abgeplatteter, oberflächlicher Zellen. Es ist etwa nur die Hälfte der ganzen Breite des Schildes dargestellt.

A. RAUBER (L. K. III[9] 1875, p. 106) hat diese Schicht zuerst an Durchschnitten durch junge Keimblasen des Kaninchens entdeckt, sie der REICHERT'schen Umhüllungshaut verglichen und ihr den Namen Deckschicht gegeben. Er läßt sie ein vergängliches Gebilde sein, da sie auf etwas älteren Stadien vermißt wird und, wie er annimmt, durch Abstoßung zu Grunde geht. Die dadurch freigelegte Schicht kubischer Zellen bezeichnet er mit Recht als das bleibende Ektoderm des Embryonalschildes, welchem von unten her, durch einen Spaltraum getrennt, das dünne Entoderm locker anliegt.

Unabhängig von RAUBER hat E. VAN BENEDEN in demselben Jahr (L. K. III[9] 1875, p. 40, u. 1880) die Deckschicht an den Keimblasen des Kaninchens aufgefunden und auf das sorgfältigste einmal an Flächenpräparaten mit Hilfe der Versilberungsmethode, sowie an Durchschnitten studiert; er verfiel aber dabei in den Irrtum, daß er in der Deckschicht allein das äußere Keimblatt vor sich zu haben glaubte und den zweiten bleibenden Bestandteil desselben, die Lage kubischer oder cylindrischer Zellen, schon für den erst viel später auftretenden Mesoblast hielt. Er spricht daher schon auf diesem frühen Stadium von einem tâche embryonnaire oder einem gastrodisque tridermique (L. K. III[9] 1880, p. 83). Der Sachverhalt wurde bald darauf durch die vortreffliche Untersuchung von KÖLLIKER (L. K. III[9] 1882) aufgeklärt und richtig gestellt. Nur über einen nebensächlichen Punkt besteht noch eine Meinungsverschiedenheit, nämlich über die Art und Weise, wie später die RAUBER'sche Deckschicht schwindet. Während RAUBER und KÖLLIKER die Deckzellen einzeln zu Grunde gehen und abgestoßen werden lassen, geben BALFOUR für das Kaninchen und HEAPE für den Maulwurf an, daß sich die platten Zellen allmählich umbilden, cylindrisch werden und sich dabei in die Schicht der Cylinderzellen einordnen (Fig. 575). Bald nach ihrer Entdeckung

wurde die RAUBER'sche Schicht auch noch bei anderen Säugetierarten, besonders aus den 3 Ordnungen der Insektenfresser, Chiropteren und besonders der Nagetiere aufgefunden: so von HEAPE beim Maulwurf,

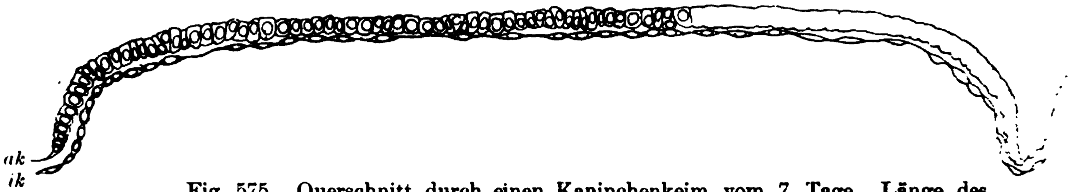


Fig. 575. Querschnitt durch einen Kaninchenkeim vom 7. Tage. Länge des Schildes ungefähr 1,2 mm, Breite desselben 0,86 mm. Nach BALFOUR. Die in Fig. 574 dargestellten. abgeplatteten Zellen des äußeren Keimblattes *ak* sind nicht mehr vorhanden.

von KUPFFER bei Arvicola, von SELENKA bei Maus, Ratte und Meerschweinchen, von HUBRECHT bei Erinaceus, Tupaja, Sorex etc. und so auch von anderen Forschern (ASSHETON, ROBINSON, FRASER, DUVAL) teils an den gleichen, teils an noch anderen Objekten.

Eine eigentümliche Entwickelung erfährt die Deckschicht nach Untersuchungen von HEAPE (A. L. III[10] 1883, p. 10) bei der Keimblase des Maulwurfes. Auf frühen Stadien liegt der Furchungskugelrest als ein runder Haufen den platten Zellen der Keimblasenwand an (Fig. 576).

Fig. 576.

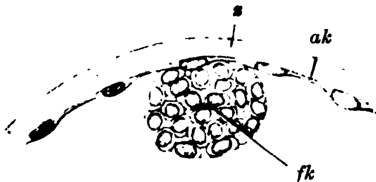


Fig. 577.

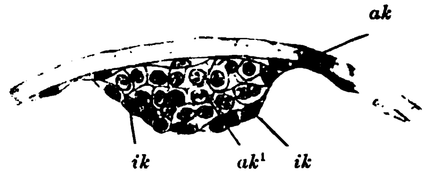


Fig. 578.

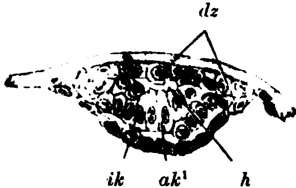


Fig. 576. Durchschnitt durch den Teil der Keimblasenwand des Maulwurfes, welchem der Haufen der Embryonalzellen anliegt, nach HEAPE (A. L. III[10] 1883, Taf. VII, Fig. 17).

Fig. 577. Durchschnitt durch dieselbe Stelle einer etwas älteren Keimblase vom Maulwurf, nach HEAPE (Taf. VII, Fig. 20).

Fig. 578. Durchschnitt durch eine Keimblase vom Maulwurf, an welcher sich der Entoblast abgegrenzt hat und die Embryonalanlage zweiblätterig wird, nach HEAPE (Taf. VII, Fig. 23). Siehe Bezeichnungen Fig. 581.

Wenn sich dann der Haufen zur Scheibe abplattet, erhält sich an seiner Oberfläche die Lage der platten Zellen und stellt die RAUBER'sche Deckschicht dar (Fig. 577). Noch etwas später läßt sich an der Innenfläche der Scheibe eine deutlich abgesonderte Lage kubischer Zellen als inneres Keimblatt unterscheiden (Fig. 578). So weit gleichen die Verhältnisse den vom Kaninchen beschriebenen. Jetzt aber tritt eine Abweichung dadurch ein, daß über der Scheibe die Deckzellenschicht zu wuchern beginnt (Fig. 579). Die früher platten Zellen werden kubisch und setzen sich durch Spalten, die mit Flüssigkeit gefüllt

sind, von der tieferen Grundschicht (dem bleibenden Ektoderm) ab. An noch älteren Keimblasen haben sie sich zu einem Pfropf sternförmiger Zellen vermehrt, der die Grundschicht ziemlich weit gegen die Keimblasenhöhle zu einstülpt. Im Pfropf kann dabei auch ein ziemlich großer Hohlraum entstanden sein. Schließlich aber wird dieser eigentümliche Wachstumsprozeß rückgängig gemacht, indem sich die eingekrümmte Grundplatte wieder flach ausbreitet (Fig. 580), der

Fig. 579.

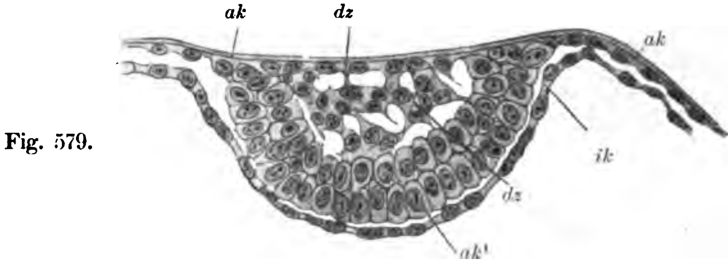


Fig. 580.

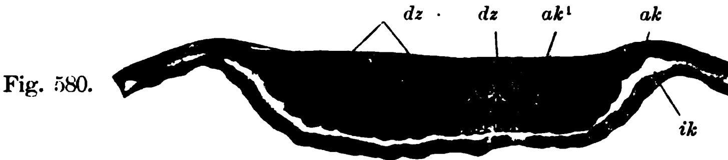


Fig. 581.

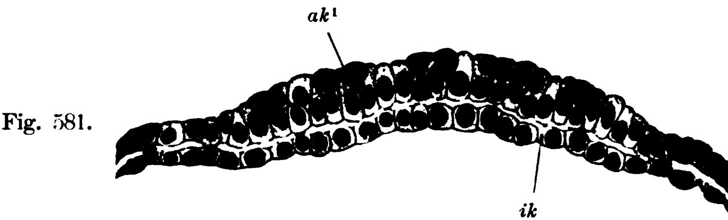


Fig. 579. Durchschnitt durch eine zweiblätterige Embryonalanlage vom Maulwurf mit gewucherter Deckschicht, nach HEAPE (Taf. VII, Fig. 24).

Fig. 580. Durchschnitt durch eine 2-blätterige Embryonalanlage vom Maulwurf, die älter ist als in Fig. 579 und die Deckschicht in Rückbildung zeigt, nach HEAPE (Taf. VII, Fig. 27).

Fig. 581. Durchschnitt durch eine 2-blätterige Embryonalanlage vom Maulwurf mit ganz rückgebildeter Deckschicht, nach HEAPE (Taf. VII, Fig. 28).

Bezeichnungen für Fig. 576—581: *ak* äußeres Keimblatt. *ak*¹ formativer Bezirk desselben. *ik* inneres Keimblatt. *dz* Deckzellen. *h* Höhle unter den Deckzellen. *z* Zona pellucida. *fk* Furchungskugelrest.

Hohlraum (*h*) schwindet und die Deckzellen wieder als platte Gebilde der freien Fläche unmittelbar dicht aufgelagert werden. Es entsteht so ein Bild, wie es ungefähr auch der Embryonalschild des Kaninchens darbietet. Auf einem noch späteren Stadium ist die Deckzellenschicht ganz geschwunden (Fig. 581).

Ein ähnlicher Vorgang, nur in viel ausgedehnterem Maße, spielt sich bei vielen Arten von Nagetieren ab, bei welchen die sogenannte

Umkehr der Keimblätter stattfindet. Die Wucherung der Deckschicht und die zapfenartige Einstülpung des bleibenden Ektoderms erreicht dabei viel größere Dimensionen und wird vor allen Dingen nicht wieder, wie beim Maulwurf, rückgängig gemacht.

Drei Modifikationen sind bei den Nagetieren beobachtet worden. Am einfachsten gestaltet sich der Prozeß bei der Feldmaus (Arvicola arvalis, Fig. 582—584), bei welcher ihn Kupffer (L. K. III [9] 1882, p. 621)

Fig. 582.

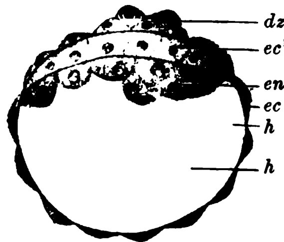


Fig. 583.

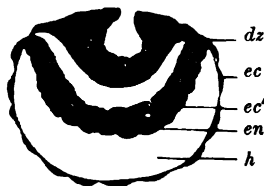


Fig. 584.

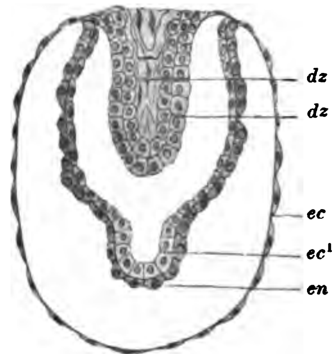


Fig. 582. Durchschnitt durch eine Keimblase der Feldmaus mit Embryonalschild, das in Rauber'sche Deckschicht, Grundschicht des äußeren Keimblattes und in inneres Keimblatt gesondert ist, nach Kupffer (L. K. III [9] 1882, Fig. 3).

Fig. 583. Durchschnitt durch eine Keimblase der Feldmaus, an welcher durch Wucherung der Deckschicht ein Zapfen entstanden ist, der die Grundschicht des äußeren Keimblattes und das Entoderm eingestülpt hat. Nach Kupffer (1882, Fig. 4).

Fig. 584. Durchschnitt durch ein älteres Stadium der Blätterumkehr der Feldmaus, nach Kupffer (l. c. 1882, Fig. 5). Bezeichnungen von Kupffer. *dz* einstülpender Zapfen der Deckzellen. *ec* peripheres Ektoderm der Keimblase. *ec'* Grundschicht des Ektoderms, die eingestülpt wird. *en* Entoderm. *h* Höhe der Keimblase.

untersucht hat. In der Gegend, die dem Embryonalschild der übrigen Säugetiere morphologisch entspricht, findet eine schärfere Absonderung der Deckschicht von der Grundschicht statt (Fig. 582); sie führt schließlich zur Entstehung eines breiten Spaltes zwischen beiden (Fig. 583). Die Deckschicht, die mit dem Uterusepithel verwachsen ist, erfährt hierauf an dieser Stelle durch Wucherung der Zellen eine erhebliche Verdickung und geht in einen linsenförmigen Körper über, den sogenannten Träger von Selenka, in dessen Mitte eine kleine Höhlung (Fig. 583) entsteht. Durch seine Entwickelung wird die den Embryonalschild tragende Hälfte der Keimblase wie bei der Gastrulation eingestülpt, so daß nun das formative Ektoderm den Hohlraum des Bechers auskleidet, während das ihm anliegende Entoderm nach der Kernblasenhöhle zu konvex vorgewölbt ist. In dieser Weise sind Verlagerungen des formativen Teiles der Keimblätter entstanden, die

man infolge einer irrtümlichen Deutung der Verhältnisse als Umkehr oder Inversion der Keimblätter bezeichnet hat. Im weiteren Verlauf der Entwickelung wird die Einstülpung (Fig. 584) noch bedeutender, indem die linsenförmig verdickte Deckschicht als hohler Zapfen tiefer in die Keimblase hineinwächst und das formative Ektoderm vor sich hertreibt. Schließlich zieht sich die Deckschicht aus der Höhle, die später zur Amnionhöhle wird, zurück und bleibt an ihrem Eingang als ein dicker Wulst von Zellen angehäuft.

Eine zweite Modifikation haben uns Selenka (1883, 1884) und Fraser an den Keimblasen der Ratte, Maus und Waldmaus kennen gelehrt. Bald nachdem die sehr kleine Keimblase (Fig. 585) sich an der Uterusschleimhaut festgesetzt hat, beginnt die Deckschicht zu wuchern und einen Zapfen, den Träger, zu bilden. Durch ihn wird der formative Teil des Ektoblasts nach dem Centrum der Blase vorgetrieben, wobei er sich in eine allseits abgegrenzte Epithelkugel (Fig. 586)

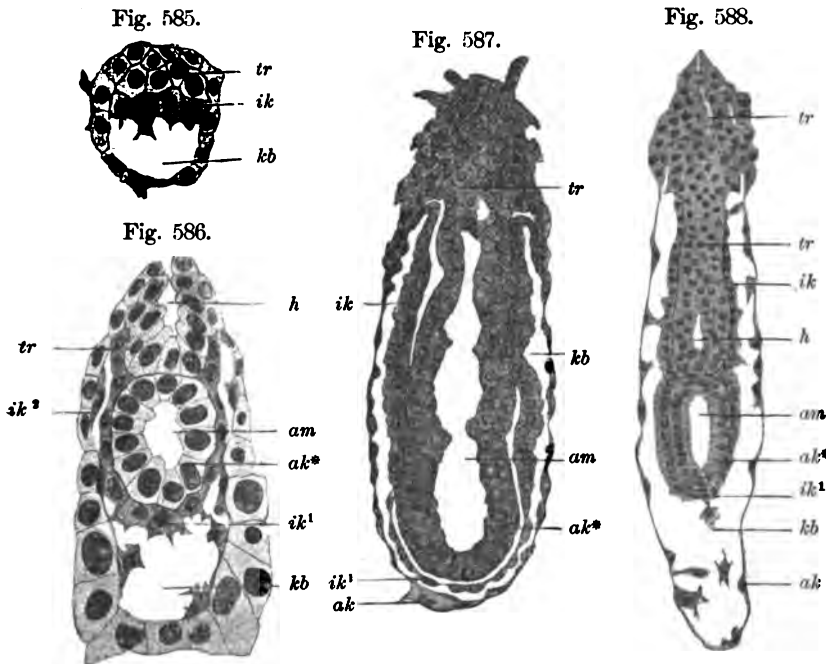


Fig. 585. Frei in dem Uterus liegende Keimblase der Hausmaus, nach Selenka (A. L. III [10] 1883, Taf. I, Fig. 1).

Fig. 586. Eine ältere Keimblase der Hausmaus mit ausgehöhltem Träger und Ektodermkugel mit Amnionhöhle, nach Selenka (l. c. 1883, Taf. I, Fig. 12).

Fig. 587. Noch ältere Keimblase der Hausmaus, in welcher die falsche Amnionhöhle des Trägers und die wahre Amnionhöhle der formativen Ektodermblase verschmolzen sind, nach Selenka (l. c. 1883, Taf. II, Fig. 20).

Fig. 588. Eine ältere Keimblase der Ratte in medianem Längsschnitt. Träger und formative Ektodermblase sind noch nicht verschmolzen. Nach Selenka (l. c. 1884, Taf. XIV, Fig. 29). *tr* Träger. *h* Höhle im Träger (falsche Amnionhöhle). *ak* äußeres Keimblatt. *ak** eingestülpter Bezirk desselben, der an der Bildung des Embryos teilnimmt. *ik* inneres Keimblatt. *ik*¹ durch den Träger eingestülpter Bezirk. *ik*² an der äußeren Keimblasenwand herumwachsender Teil desselben. *kb* Keimblasenhöhle, die zur Urdarmhöhle wird. *am* wahre Amnionhöhle.

umwandelt, in deren Innerm sich eine kleine Höhle, die wahre Amnionhöhle, entwickelt. Das innere Keimblatt umzieht zu dieser Zeit deutlich gesondert den eingestülpten Teil des ektodermalen Zellenmaterials und beginnt sich auch vermöge amöboider Zellen auf der entgegengesetzten Hälfte der Keimblase auszubreiten, welche dem Uterusepithel anliegt. Weiterhin entstehen auch im Träger Flüssigkeitsräume, die untereinander zu der falschen Amnionhöhle verschmelzen. Dabei beginnt die vorher deutlich erkennbare Sonderung zwischen den Zellen des Trägers und der formativen Ektodermkugel zu schwinden, worauf sich eine Verschmelzung der wahren mit der falschen Amnionhöhle anschließt (Fig. 587 und 588). Der eingestülpte Teil bildet daher jetzt einen ziemlich langen Schlauch, welcher bis nahe an den entgegengesetzten Pol der mittlerweile größer gewordenen und namentlich mehr in die Länge ausgewachsenen Keimblase heranreicht. Der Schlauch besteht aus einer inneren Schicht hoher cylindrischer Ektodermzellen und einem äußeren Ueberzug von Entoderm und läßt zwei Abschnitte unterscheiden, den von der Ektodermkugel abstammenden Teil, von welchem aus sich die Embryonalanlage ausbildet, und den durch Aushöhlung des Trägers entstandenen Teil, der bis zur Placentarstelle heranreicht.

Die dritte Modifikation des eigentümlichen Prozesses ist endlich beim Meerschweinchen (Fig. 589 und 590) beobachtet worden. Bei ihm ist anfangs die Keimblase in dieselben Bestandteile wie bei den bisher besprochenen Nagetieren gesondert. Wie bei Maus und Ratte zieht sich das formative Ektoderm zu einer Epithelkugel zusammen. Während aber dort die Epithelkugel bei ihrer Einstülpung mit der Deckschicht immer in Zusammenhang bleibt, entfernt sie sich hier von

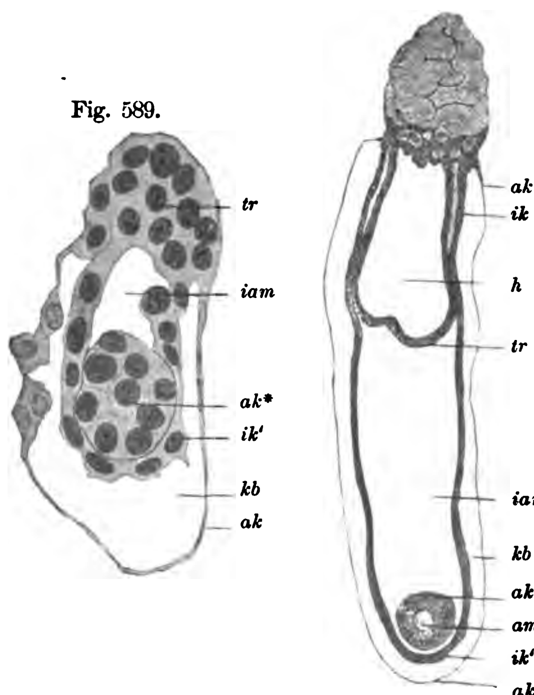


Fig. 589. Längsschnitt durch eine 7 Tage alte Keimblase des Meerschweinchens nach Selenka (A. L. III 1884, Taf. XI, Fig. 7).

Fig. 590. Längsschnitt durch eine etwa 9 Tage alte längsgestreckte Keimblase des Meerschweinchens, nach Selenka (1884, Taf. XII, Fig.). *tr* Träger. *h* Höhle desselben. *iam* Interamnionhöhle. Amnionhöhle der Epithelkugel. *ak** eingestülpter Teil des äußeren Keimblattes, der an der Embryobildung teilnimmt. *ak* nicht eingestülpter Teil des äußeren Keimblattes. als Schlauch eingestülpter Teil des inneren Keimblattes. Keimblasen- resp. Urdarmhöhle.

ihr, indem sich ein Hohlraum ausbildet, der als Interamnionhöhle unterschieden und schließlich sehr groß wird. Das eingestülpte innere Keimblatt stellt somit jetzt einen Schlauch dar, an dessen Grund die formative Ektodermkugel, an dessen Eingang die mit der Uteruswand verlötete Deckschicht liegt, beide voneinander getrennt durch die geräumige Interamnionhöhle. Später wird die Ektodermkugel durch die Entwickelung der Amnionhöhle in eine große Blase umgewandelt, in welcher sich an einer Stelle die Embryonalanlage zu differenzieren beginnt. Nachträglich wächst auch noch die Deckschicht oder der Träger als Blase mit der falschen Amnionhöhle in den Entodermschlauch hinein, verschmilzt aber niemals mit der von der Grundschicht abgeleiteten Ektodermblase, sondern bleibt von ihr immer durch die ansehnliche Interamnionhöhle getrennt (Fig. 590).

Durch die hier kurz geschilderte, eigentümliche Einstülpung der Keimblasenwand kommt der kleine Bezirk, aus welchem der Embryo entsteht, also die Embryonalanlage, ganz in das Innere der Blase zu liegen; so erhält, abweichend vom gewöhnlichen Verhalten, das äußere Keimblatt eine konkave, das innere dagegen eine konvexe Krümmung, wodurch in früherer Zeit die Embryologen von einer Blattumkehr zu sprechen veranlaßt wurden.

Die Ursache für die in verschiedener Weise erfolgende, auffällige Wucherung der Deckschicht glaubt SELENKA in dem Umstand zu finden, daß bei den betreffenden Nagetieren die Keimblasen, die im Vergleich zu anderen Säugetieren auffallend klein bleiben, sehr frühzeitig mit dem Epithel der Uterusschleimhaut in feste Verbindung treten und dadurch besser ernährt werden. Auf die Rolle, welche bei der Ernährung des Embryos die oberflächliche Schicht der Keimblase bei den Säugetieren spielt und infolgedessen andere Differenzierungen als bei allen übrigen Wirbeltieren eingeht, hat HUBRECHT ein besonderes Gewicht gelegt und hat deswegen der Deckschicht und überhaupt der ganzen oberflächlichen Lage platter Zellen der Keimblase den Namen T r o p h o b l a s t gegeben (L. K. III[9] 1888, p. 511, 1895, p. 18) zum Unterschied vom f o r m a t i v e n E p i b l a s t, welcher am Aufbau des embryonalen Körpers allein beteiligt ist. Die verschiedene Entwickelung des Trophoblasts bei den Säugetieren hat HUBRECHT in folgenden Sätzen kurz zusammengefaßt:

„Die von mir Trophoblast genannte Keimschicht ist für die Anheftung des Säugetierkeimes an die mütterlichen Gewebe in erster Linie bestimmt: dabei entwickeln sich zu gleicher Zeit in der mannigfaltigsten Weise lokalisierte oder über die ganze Oberfläche sich erstreckende Wucherungen, welche zur Ernährung des Embryos dienen." — „Der definitive formative Epiblast, welcher als sogenannte Keimscheibe oder Embryonalschild auf der oberen Fläche der Keimblase hervortritt, ist zur Zeit seines ersten Auftretens nie an der Oberfläche gelegen, sondern immer von Trophoblastzellen überlagert."

„Die Art und Weise, wie diese Ueberlagerung des formativen Epiblastes durch Trophoblastzellen ein Ende nimmt, ist sehr verschieden; entweder entsteht zwischen Epiblast und Trophoblast ein persistierender Raum, welcher etwas später zur Amnionhöhle wird (Erinaceus, Arvicola), oder es tritt eine engere Verwachsung von den Epiblasträndern mit dem Trophoblast ein, worauf ein Durchbruch der deckenden Trophoblastzellen erfolgt, welche letztere später zu Grunde gehen (Tupaja, Talpa, vielleicht auch Fledermaus uud Sus scrofa domesticus), oder endlich, es wird

die trophoblastische Deckschicht oberhalb der Keimscheibe sehr erheblich abgeflacht, wodurch der formative Epiblast und der Trophoblast dem Anschein nach in engstem genetischen Verbande stehen, während in Wirklichkeit der Verband zwischen dem peripheren Bezirk des Trophoblastes und seinem als Deckzellenschicht zu bezeichnenden Abschnitt auch hier die primäre, die anfänglich kontinuierliche Verbindungsweise gewesen ist (Lepus, Sorex).“ „Der Entwickelungsgang kann eine Abkürzung erfahren, indem die Amnionhöhle innerhalb eines vom Trophoblast verfrüht abgetrennten Epiblastzellenhaufens spontan erscheint (Cavia, Pteropus).“

Die zweite Phase der Keimblattbildung. Entwickelung des Primitivstreifens, des Primitivknotens, des mittleren Keimblattes und des Kopffortsatzes.

Im Laufe der weiteren Entwickelung erfährt der Embryonalschild bei den Säugetieren eine Reihe ähnlicher Veränderungen wie bei den Vögeln. Dieselben sind am genauesten an Kaninchen- und Hunde-Keimen von VAN BENEDEN, KÖLLIKER, RABL, BONNET u. a. untersucht worden, scheinen sich aber in durchaus ähnlicher Weise auch bei den Beuteltieren abzuspielen, wie aus der wichtigen Abhandlung von SELENKA hervorgeht. Das Studium gerade dieser Stadien ist bei vielen Säugetieren, wie z. B. auch beim Kaninchen, eine Zeitlang mit etwas größeren Schwierigkeiten verknüpft. Denn während bisher die Keimblasen sich aus der Gebärmutter leicht isolieren ließen, ist dies jetzt nicht mehr so leicht möglich, weil das Ektoderm der Keimblase an einzelnen Bezirken, besonders in der Umgebung des Embryonalschildes, mit dem Uterusepithel zu verkleben beginnt und zur Ablösung besondere Kunstgriffe erfordert. Die Verwachsung geschieht beim Kaninchen etwa am 7. Tage nach der Begattung.

Die Vorgänge sollen in derselben Weise, wie bei Reptilien und Vögeln, zuerst nach den Befunden an Flächenpräparaten, alsdann an Querschnittserien beschrieben werden.

a) Das Studium von Flächenbildern.

Der Embryonalschild nimmt beim Kaninchen mehr und mehr eine ausgesprochen ovale Form an mit einem breiteren vorderen und einem spitzeren, hinteren Ende (Fig. 591). An diesem tritt eine sichelförmige Trübung auf und verlängert sich allmählich nach vorn in einen medianen, schmalen, dunkleren Fortsatz, den schon am Vogelei beobachteten Primitivstreifen (*ps*). Bei seinem Auftreten ist der Primitivstreifen etwas verschwommen und kürzer, später wird er länger und deutlicher ausgeprägt; er beginnt dann etwas über der Mitte des Embryonalschildes mit einer Anschwellung, welche sich besonders scharf und dunkel im Flächenbild, wie z. B. in Fig. 592, der Keimhaut eines Hundeeies, markiert und eine besonders wichtige Stelle in der weiteren Entwickelung darstellt. Die Anschwellung wurde zuerst von HENSEN (A. L. III 1876, p. 268) beachtet und als Knoten beschrieben; in der Litteratur wird sie meist nach ihrem Entdecker als der HENSEN'sche Knoten oder nach BONNET's Vorschlag (L. K. III [9] 1897, p. 473) als Primitivknoten bezeichnet. Je mehr der Primitivstreifen deutlicher wird, tritt in seiner vorderen Hälfte eine Rinne auf und endet am Primitivknoten in einer

Vertiefung, der Primitivgrube, die manchmal im Flächenbild fast wie ein die Keimhaut durchbohrendes Loch aussieht (s. Fig. 593 vom Kanin-

Fig. 591.

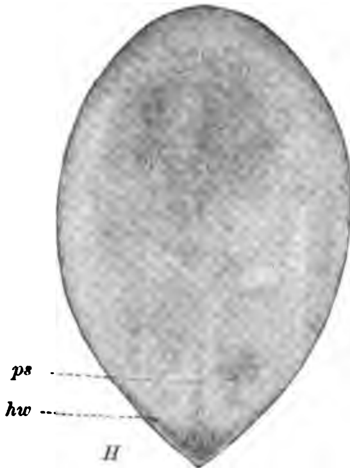


Fig. 592.

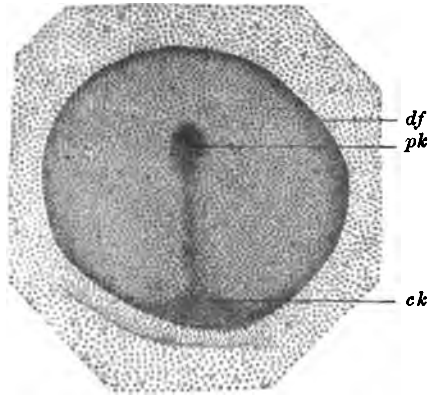


Fig. 591. Birnförmiger Embryonalschild eines Kaninchenkeimes von 6 Tagen und 18 Stunden, nach KÖLLIKER. *ps* kurzer Primitivstreifen. *hw* sichelförmiger Endwulst. *V*, *H* vorderes, hinteres Ende.

Fig. 592. Embryonalschild mit Primitivstreifen eines Hundeeies, nach BONNET (L. K. III[9] 1897, Taf. XXXII, Fig. 18). *df* dunkler Fruchthof. *pk* Primitivknoten des Primitivstreifens. *ck* Caudalknoten desselben.

chen). Eine Verdickung und Trübung am hinteren Ende des Primitivstreifens, wo aber eine Vertiefung fehlt, nennt BONNET den Caudalknoten (Endwulst, KÖLLIKER). Entsprechende Bilder wie vom Kaninchen hat SELENKA von Didelphys erhalten.

Auf etwas weiter vorgerückten Stadien gewahrt man bei der Flächenbetrachtung in der Verlängerung des Primitivstreifens nach vorn vor dem HENSEN'schen Knoten einen schmalen, dunkleren Streifen, durch welchen das vordere Feld des Embryonalschildes in eine linke und rechte Hälfte zerlegt wird, den in Fig. 593 dargestellten Kopffortsatz (*kf*). Bald erheben sich in geringer Entfernung vor ihm die beiden Medullarwülste, eine breite Medullarfurche einfassend. Während sie vorn bogenförmig ineinander umbiegen, weichen sie nach hinten, allmählich niedriger werdend, etwas auseinander und fassen den Anfang der Primitivrinne zwischen sich. Mittlerweile ist die ganze Embryonalanlage nicht unerheblich in die Länge gewachsen. Aus der ovalen ist sie in die bekannte sohlenartige Form übergegangen (Fig 594). Bei manchen Säugetieren ist in einiger Entfernung von der Embryonalanlage eine Trübung im äußeren Keimblatt aufgetreten, so z. B. bei dem Hund. Sie rührt daher, daß sich hier eine Verklebung mit dem Epithel der Uterusschleimhaut ausgebildet und infolgedessen sich die Beschaffenheit der Ektodermzellen verändert hat. Gleichzeitig werden im Flächenbild Veränderungen in der Beschaffenheit des mittleren Keimblattes sichtbar. Indem sein Zellenreichtum beiderseits von der unter der Medullarfurche entstandenen Chorda, sowie beiderseits von der Primitivrinne erheblich zunimmt, während die Blätter lateralwärts

dünner werden, kommt es zur Sonderung in eine Stammzone und eine Parietalzone (HIS) oder mit anderen Worten: in eine Ursegment- und in eine Seitenplatte.

Fig. 593.

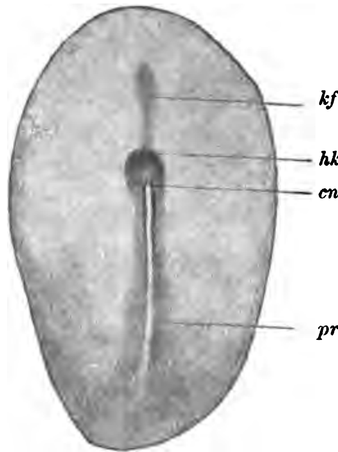


Fig. 594.

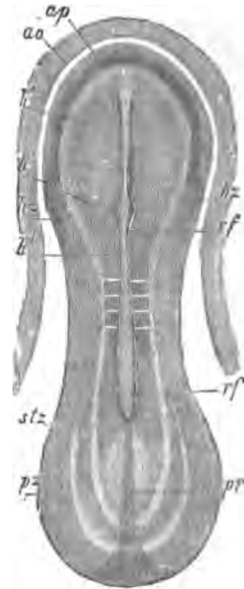


Fig. 593. Embryonalanlage eines Kaninchens mit Primitivstreifen, nach E. VAN BENEDEN. *pr* Primitivstreifen. *kf* Kopffortsatz. *hk* HENSEN'scher Knoten. *cn* Canalis neurentericus.

Fig. 594. Ein Kaninchenembryo mit einem Teile der Area pellucida nach 9 Tagen. Vergr. 22mal. Nach KÖLLIKER. *ap* Area pellucida. *ao* Area opaca. *h'* Medullarplatte in der Gegend der späteren ersten Hirnblase. *h''* dieselbe in der Gegend des späteren Mittelhirns, woselbst die Rückenfurche (*rf*) eine Erweiterung zeigt. *h'''* Medullarplatte in der Gegend der späteren dritten Hirnblase. *hz* Anlage des Herzens. *stz* Stammzone. *pz* Parietalzone. *pr* Rest des Primitivstreifens.

Ferner entwickeln sich jetzt nacheinander die einzelnen Ursegmentpaare, auf welche im letzten Abschnitt näher eingegangen werden wird.

b) Die Ergebnisse von Querschnittserien.

Erste Periode. Querschnitte von Primitivstreifen und Kopffortsatz während ihrer ersten Anlage.

Indem wir zu der Untersuchung von Schnitten übergehen, wollen wir mit der Beschaffenheit des Embryonalschildes vor dem Auftreten des Primitivstreifens, also am Ende der im ersten Abschnitt besprochenen Periode beginnen. Für das Kaninchen geben hier wohl alle Forscher in übereinstimmender Weise an, daß äußeres und inneres Keimblatt überall durch einen Spaltraum (Fig. 573 und 574) deutlich voneinander gesondert sind. So bemerkt RAUBER (L. K. III 9 1875, p. 107): „Die Verbindung des Entoderm mit dem Ektoderm ist eine sehr lockere. Bei vielen meiner Präparate hat sich das Entoderm von dem Ektoderm über weite Strecken hin, ja vollständig getrennt, ohne daß die

Integrität beider Blätter dadurch irgend gestört worden wäre. Auch ist an keiner Stelle etwa im Centrum der Keimscheibe, die Verbindung eine festere, sondern überall ist das eine Blatt dem anderen zart angelegt oder von ihm durch einen feinen Spalt geschieden." In ähnlicher Weise spricht sich KÖLLIKER für eine durchgehende Trennung aus. Auch RABL (L. K. III[1] 1892*) bemerkt von seinen Untersuchungen 6 Tage alter Kaninchenkeimblasen: „Eine Verbindung beider Schichten konnte ich an meiner Serie nirgends wahrnehmen. Meine Beobachtungen stimmen also in allen Punkten mit denen KÖLLIKER's überein" (l. c. p. 29).

Nun wurden aber früher von mir Befunde an jüngeren Keimblasen von Kaninchen, Maulwurf, Didelphys mitgeteilt, nach welchen auch bei Säugetieren ein Blastoporus, also eine Stelle, an welcher äußeres und inneres Keimblatt durch Umschlag ineinander übergehen, vorkommen soll. Wenn diese allerdings noch vereinzelten Angaben richtig sind, so müßte im Falle, daß später überall eine scharfe Trennung besteht, der einst vorhandene Zusammenhang sich wieder gelöst haben. Hierfür sprechen Angaben von SELENKA und HEAPE. SELENKA teilt mit, daß er an Keimblasen eines gewissen Alters die durch ein Eiweißgerinnsel ausgezeichnete Stelle des Blastoporus nicht mehr habe auffinden können, und Aehnliches meldet HEAPE vom Maulwurf, für die Zeit, wo der Primitivstreifen sich ausbildet, vermutet aber dabei zugleich, daß der an seinem vorderen Ende gelegene HENSEN'sche Knoten der Ort sei, wo früher der Blastoporus vorhanden gewesen sei. Um in der Frage volle Klarheit zu schaffen, ist noch eine besondere auf sie gerichtete Untersuchung notwendig, welche sich auf eine größere Anzahl verschiedener Säugetierarten erstreckt.

Wenn wir nach diesen Vorbemerkungen zur Entwickelung des Primitivstreifens übergehen, so nimmt dieselbe, wie Querschnitte deutlich zeigen, vom äußeren Keimblatt ihren Ausgang. Ueberall, wo im Flächenbild eine Trübung aufgetreten ist, hat eine lebhaftere Vermehrung der Ektoblastzellen stattgefunden. Kernteilungsfiguren werden in diesem Bezirk des Embryonalschildes in größerer Anzahl angetroffen. Gleichzeitig findet eine Auflockerung im Verbande der Ektoblastzellen statt, welche amöboide Formen annehmen, an der

Fig. 595.

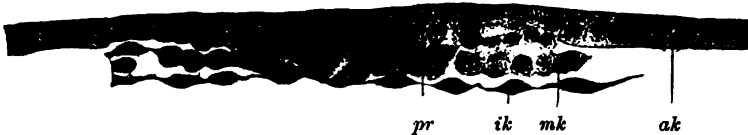


Fig. 596.



Fig. 595. Querschnitt durch das Embryonalschild eines Kaninchens mit dunklem Caudalknoten und sehr kurzem Primitivstreifen (s. Flächenbild), 6 Tage 18½ Stunden nach der Begattung). Nach KÖLLIKER (L. K. III[9] 1882, Taf. IV, Fig. 32).

Fig. 596. Schnitt durch den Primitivstreifen eines birnförmigen Embryonalschildes von Didelphys virg., nach SELENKA (A. L. III[10] 1886, Taf. XIX, Fig. 9). *ak, ik, mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *pr* Primitivstreifen.

unteren Fläche des äußeren Keimblattes heraustreten und dadurch an ihr eine kielförmige Verdickung erzeugen (Fig. 595). Querschnittsbilder dieses frühesten Stadiums der Primitivstreifenbildung geben uns HENSEN und KÖLLIKER vom Kaninchen (Fig. 595), SELENKA von Didelphys (Fig. 596). An etwas älteren Embryonalschildern hat die Zellvermehrung und Verdickung des Primitivstreifens zugenommen, gleichzeitig aber beginnt zu seinen beiden Seiten das neuproduzierte Zellenmaterial sich in dem Spaltraum zwischen den beiden Grenzblättern auszubreiten und die dritte Schicht des Keimes zu erzeugen. Der Mesoblast besteht ganz am Anfang aus einer einfachen, bald darauf aus einer doppelten Zellenlage und dringt als geschlossenes Blatt von seinem Ursprungsort aus zwischen äußeres und inneres Blatt hinein, überall von beiden durch einen deutlichen Spalt getrennt. Mit der Vermehrung der Zellmasse am Primitivstreifen schneidet von außen in sie eine tiefe Rinne ein, die schon im Flächenbild beschriebene Primitivrinne (Fig. 593 *pr*), und zerlegt die Zellwucherung in die Primitivwülste oder Primitivlippen. Auch dringt, wie Durchschnitte, besonders durch den HENSEN'schen Knoten lehren, am Grund der Rinne noch ein feiner Spalt zwischen die beiden Zellenlagen des mittleren Keimblattes nach links und rechts eine kurze Strecke weit hinein.

Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse gebe ich einige Querschnittsbilder durch Primitivstreifen vom Kaninchen und vom Schwein nach RABL und KEIBEL.

Fig. 597 giebt einen Querschnitt durch den HENSEN'schen Knoten, welcher eine ansehnliche Erhebung am Vorderende des Primitivstreifens darstellt und in der Mitte eine sehr deutliche, ziemlich tiefe, aber sehr schmale Einsenkung oder Grube zeigt. „Von

Fig. 597.



Fig. 598.

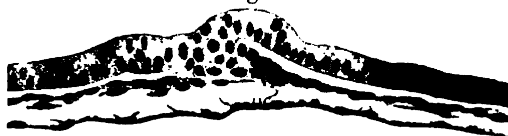


Fig. 597 und 598. Zwei Querschnitte durch die Embryonalanlage eines 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeims, nach RABL (18.., Taf. IX, Fig. 3 u. 4). Fig. 597 durch den Primitivknoten, Fig. 598 durch den vorderen Teil des Primitivstreifens, 13 Schnitte hinter dem Knoten.

Boden und den Wänden dieser Grube erstreckt sich die mittlere Schicht, anfangs 2 Zellen dick, dann über die Area hinaus sich verdünnend lateralwärts.“ 13 Schnitte weiter nach hinten von dem Schnitte durch den HENSEN'schen Knoten giebt Fig. 598 ein Bild von der Beschaffenheit des Primitivstreifens. Er enthält eine wenig tiefe und von wenig vorspringenden Primitivwülsten eingefaßte Primitivrinne, mit deren Boden wieder das mittlere Keimblatt auf das innigste zusammenhängt. In der hinteren Hälfte des Primitivstreifens ändert sich das Bild nur insoweit, als die Rinne ganz schwindet. Am Caudalknoten endlich ist der innige Zusammenhang zwischen äußerem und mittlerem Keimblatt am breitesten. Auf Grund der Durchmusterung der lückenlosen Querschnittserie, welcher die Figuren entnommen sind, sowie einer

Serie durch ein etwas jüngeres Stadium stellt RABL einen Zusammenhang des mittleren Keimblattes mit dem unteren, aus sehr platten Zellen bestehenden Keimblatt auf das bestimmteste in Abrede; ein solches sei an anderen Stellen der Keimscheibe ebensowenig nachweisbar gewesen, wie an den abgebildeten Präparaten (Fig. 597 u. 598).

Auf einem entsprechenden Stadium vom Primitivstreifen des Schweines (Fig. 599) bildet KEIBEL ebenfalls das innere Keimblatt als eine für sich selbständige Schicht ab; zugleich macht er auf einen Y-förmigen Spaltraum aufmerksam, der sich in der Mitte der

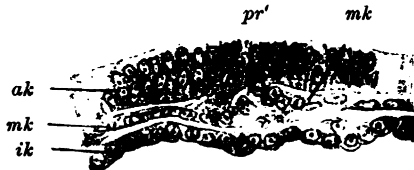


Fig. 599. Querschnitt durch die Keimscheibe eines Schweineembryos mit Primitivstreifen, nach KEIBEL (L. K. III[9] 1894, Taf. I, Fig. 6). *ak, ik, mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *pr'* Höhle im Primitivstreifen.

Mesoblastmasse in der Gegend der Primitivrinne befindet. „Von den Schenkeln dieses Spaltraumes ist der eine der Oberfläche der Keimscheibe zu gerichtet, erreicht sie aber nicht, weil in der Nähe der Oberfläche die beiden Ektoblastlagen schon zur festen Aneinanderlagerung gekommen sind. Die beiden anderen Fortsätze des Spaltes gehen jeder eine Strecke seitlich in den Mesoblast und teilen ihn so in eine dorsale und eine ventrale Masse." KEIBEL hält es für naheliegend, in dieser Anordnung Reste einer typischen Cölombildung zu sehen, wie er auch im seitlichen Mesoblast, ebenso wie RABL, „schon frühzeitig eine Zellenanordnung nachweisen kann, welche ohne daß ein wirklicher Spaltraum vorhanden ist, einer Gruppierung in visceralen und parietalen Mesoblast zu entsprechen scheint".

Hinsichtlich des Ursprunges des mittleren Keimblattes bei den Säugetieren stimmen jetzt wohl, von einzelnen Ausnahmen abgesehen, alle Beobachter der Darstellung bei, welche zuerst KÖLLIKER gegeben hat. Danach ist die Bildungsstätte des mittleren Keimblattes, wie bei den Vögeln, einzig und allein der HENSEN'sche Knoten, der Primitivstreifen und der Caudalwulst, also der Bezirk, in dessen Bereich ein Zusammenhang mit dem äußeren Keimblatt stattfindet und, wie leicht festzustellen ist, sich auch zahlreiche Teilungsfiguren nachweisen lassen, welche einen Rückschluß auf eine sehr lebhafte Zellvermehrung an diesem Orte zulassen. Namentlich aber ist der HENSEN'sche Knoten als ein Hauptbildungsherd zu betrachten. Von diesem centralen Ursprung aus breitet sich das mittlere Keimblatt in dem Zwischenraum zwischen den Grenzblättern weiter nach der Peripherie aus, wobei es nirgends irgendwelche neue Bezüge an Zellmaterial weder vom äußeren noch vom inneren Blatt bezieht.

Von dem Kopffortsatz, welcher uns jetzt noch näher zu untersuchen bleibt, lehren Querschnittserien, daß sein Auftreten durch ein Zellmaterial hervorgerufen wird, welches sich vom HENSEN'schen Knoten aus nach vorn frei in den Raum zwischen den beiden Grenzblättern ausgebreitet hat, ohne zunächst weder mit dem einen noch mit dem anderen irgend eine Verbindung einzugehen. Ueber letzteren Punkt geben zahlreiche Forscher übereinstimmende Angaben für verschiedene Säugetiere: KÖLLIKER (1882, p. 35) und RABL (L. K. III[1] 1892*, p. 32) für das Kaninchen, LIEBERKÜHN (1882), STRAHL, CARIUS, KEIBEL (L. K. III[9] 1889, p. 19) für das Meerschweinchen, letzterer auch für

das Schwein, van Beneden (1888, p. 675, 710) für die Fledermaus, Bonnet für das Schaf (1889, p. 65). Angaben in der Litteratur, daß der Kopffortsatz mit dem inneren Keimblatt verschmolzen sei, erklären sich in einfacher Weise daraus, daß die betreffende Untersuchung sich auf ein späteres Stadium bezieht und das erste Auftreten nicht berücksichtigt hat.

„Wenn bei manchen Säugetierarten", bemerkt Keibel (1889, p. 1..) mit Recht, „ein freier Kopffortsatz noch nicht gefunden ist, so werden wir eben auch daran denken müssen, daß die Zeit, in welcher ein solcher zu finden ist, oft eine sehr kurze ist."

Die Fig. 600 zeigt uns einen Querschnitt durch das hintere Ende des Kopffortsatzes vom Kaninchen, von welchem schon früher auch



Fig. 600. Querschnitt durch den Kopffortsatz eines 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeimes, welchem auch die Figg. 597, 598 angehören. Nach Rabl (L. K. III [1] 1892, Taf. IX, Fig. 2).

Durchschnitte durch den Hensen'schen Knoten und Primitivstreifen beschrieben worden sind. Man sieht, wie die vom Hensen'schen Knoten nach vorn gewachsene, mittlere Schicht in der Mitte erheblich dicker ist, als an den Seiten. Die Verdickung ist eben die Partie, welche im Flächenbild als dunkler Streifen erscheint und als Kopffortsatz bezeichnet wird. An ihm lassen nach der Darstellung von Rabl (1892, p. 32) die dorsalen Zellen einen mehr epithelialen Charakter erkennen und bilden eine Art Platte, während die tieferen und zahlreicheren Zellen unregelmäßigere Formen aufweisen. „Zwischen beiden Teilen ist ein, übrigens nicht sehr deutlicher, schmaler Spaltraum vorhanden. Dieser dürfte wohl als erste Andeutung des später zu besprechenden Chordakanales aufzufassen sein. Die Seitenteile der mittleren Schicht, welche mehr oder weniger deutlich aus 2 Lagen zusammengesetzt ist, stehen sowohl mit der dorsalen Platte als auch mit der ventralen Zellmasse des Kopffortsatzes in Verbindung. Ein Zusammenhang der mittleren Schicht mit der unteren, aus sehr platten Zellen bestehenden ist hier ebensowenig wie an anderen Stellen der Keimhaut nachweisbar. Je weiter man den Kopffortsatz nach vorn verfolgt, um so niedriger erscheint er, bis er nur aus 2 Zelllagen besteht und schließlich als besonderer Teil der mittleren Schicht verschwindet."

Zweite Periode. Querschnitte von weiter entwickelten Primitivstreifen mit Kopffortatz.

In der zweiten Periode vollzieht sich ein sehr wichtiger Vorgang in der Entwickelung der Säugetiere. Das untere Keimblatt, welches auf dem vorausgegangenen Stadium von den über ihm gelegenen Gebilden überall getrennt war, beginnt jetzt mit ihnen in einem kleinen Bezirk fest und untrennbar zu verschmelzen, und zwar 1) am Hensen'schen Knoten und dem vordersten Ende des Primitivstreifens und 2) längs des Kopffortsatzes. Zahlreiche Widersprüche in den Litteraturangaben, ob inneres und mittleres Keimblatt an den genannten Stellen voneinander getrennt oder verschmolzen sind, erklären sich leicht daraus,

daß die widersprechenden Angaben sich auf jüngere und ältere Stadien beziehen, auf denen eben der Sachverhalt ein verschiedener ist.

Früher ist dieser Umstand nicht in Rechnung gezogen worden. So bestritt KÖLLIKER (1882, p. 35, 36) mit Entschiedenheit die Angaben von HENSEN (1876, p. 270 und 352) und LIEBERKÜHN, daß der sich entwickelnde Mesoblast sowohl mit dem äußeren, wie mit dem inneren Keimblatt am Primitivknoten verschmolzen sei, gestützt auf die jüngsten Stadien der Entwickelung des Primitivstreifens, während HENSEN und LIEBERKÜHN die anfangs bestehende, von KÖLLIKER richtig gesehene Trennung nicht erkannt hatten. Auch in den verschiedenen Auflagen meines Lehrbuches habe ich den Umstand, daß man in der Beziehung des inneren Keimblattes zum mittleren ein kurz vorübergehendes Stadium der Trennung und ein Stadium der Verschmelzung unterscheiden müsse, unberücksichtigt gelassen.

Als erster hat HENSEN (1876, p. 270, 353) den wichtigen Zusammenhang beobachtet. Von Durchschnitten durch Embryonalanlagen vom Kaninchen, an denen zwar schon ein langer Kopffortsatz, aber noch kein Ursegment gebildet worden war, giebt er an, daß sich am Knoten das untere vom mittleren Keimblatt nicht abgrenzen lasse. Auch auf mechanische Weise durch Präparation des Durchschnittes war es nicht abzulösen. „Es haftete", erzählt HENSEN, „so fest an dem ziemlich resistenten Knoten, daß am Hinterende die Keimhaut wiederholt abriß, und als dann mit dem vorderen Ende des Hypoblasts der Versuch fortgesetzt wurde, brach er am Knoten aus, ohne daß sich unter diesem ein Stratum hätte ablösen lassen. Ich habe nach diesen und anderen Erfahrungen die Ueberzeugung gewonnen, daß sowohl äußeres wie inneres Keimblatt mit dem an genannter Stelle entstehenden Mesoblast untrennbar verwachsen sind." Ebenso beschreibt und bildet HEAPE (A. L. III [10] 1883) beim Maulwurf eine Verschmelzung aller 3 Keimblätter im vorderen Bereich des Primitivstreifens ab, und auf das bestimmteste hält LIEBERKÜHN (L. K. III [9] 1882, p. 405) dem Einwurf von KÖLLIKER gegenüber die Thatsache aufrecht, daß beim Maulwurf am Primitivstreifen eine Abgrenzung des inneren Keimblattes nicht vorhanden ist; selbst für die stärksten Vergrößerungen sei das Bild eben ein anderes als beim Kaninchen. Also bleibe die Thatsache bestehen, daß eine Verschmelzung des axialen Mesoblasts mit dem Entoblast vorkommt (l. c. 1882, p. 429).

Den Hergang der Verschmelzung beschreibt, wie mir scheint, in zutreffender Weise, BONNET (L. K. III [9] 1889, p. 39, 41) für verschieden alte Embryonalschilde vom Schaf. „Am 12. Tage nach der Begattung", heißt es bei ihm, „entsteht etwas excentrisch von der Schildmitte und näher dem caudalen Ende desselben, in dem noch zweischichtigen Schilde eine kleine knotenförmige Ektoblastverdickung, die zunächst die dorsale Fläche des Entoblasts noch nicht erreicht, der Primitivknoten. Nachträglich verlötet dessen konvexe untere Fläche mit dem Entoblast. Ueber dem Primitivknoten findet sich eine Ektoblasteinstülpung, die Primitivgrube. Durch die sagittal- und caudalwärts vom Primitivknoten aus in linearer Richtung weiterschreitende, leistenförmige Verdickung des Ektoblasts bildet sich der beim Schafe in craniocaudaler Richtung wachsende Primitivstreif etc." „Seine untere Fläche verlötet ebenfalls in craniocaudaler Richtung mit dem Darmentoblast. Letzterer bleibt jedoch durch die scharfe Abgrenzung seiner Zellen und ihre meist intensivere Tinktion als selbständige Lage er-

kennbar. Nun hängen also im Bereich des Knotens und der Gastrulaleiste — (so nennt Bonnet auch den Primitivstreifen) — alle in der Achse des Embryos gelegenen Zellen der beiden primären Keimblätter und des Mesoblasts untereinander zusammen."

Nachdem die Verbindung einmal hergestellt ist, bleibt sie, solange sich noch ein Primitivstreifen findet, in seinem vorderen Ende (Hensenscher Knoten, Canalis neurentericus) bestehen. Die Verhältnisse liegen fortan bei den Säugetieren genau so wie bei Reptilien und Vögeln. Als Beleg verweise ich auf die Abbildungen, die Rabl (L. K. III [1] 1892*, p. 37) von Querschnitten durch die Embryonalanlage eines Kaninchens mit 5 Ursegmenten giebt, und auf seine daran geknüpften Bemerkungen. An einem Schnitt durch den Hensen'schen Knoten (Fig. 601) kann es

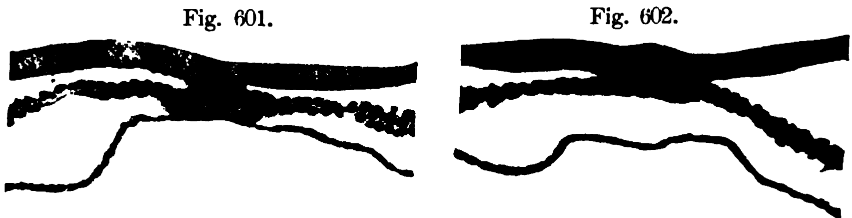


Fig. 601 und 602. Zwei Querschnitte durch den Primitivstreifen eines Kaninchenkeims mit 5 Ursegmenten, nach Rabl (1892, Taf. IX, Fig. 8 und 9). Fig. 601 Schnitt durch den Primitivknoten,[1] Fig. 602 durch einen weiter nach hinten gelegenen Teil des Primitivstreifens.

für ihn keinem Zweifel unterliegen, daß hier alle 3 Keimblätter in der innigsten Verbindung stehen. „Dem Ektoderm fehlt nicht allein eine scharfe untere Grenze, sondern es wuchern seine Zellen geradezu in den Knoten hinein. Das Entoderm zeigt eine Besonderheit, insofern es in der Mitte von unten her merklich eingebuchtet ist. Gegen diese Einbuchtung konvergieren die Zellen des Mesoderms in der in der Figur angegebenen Weise. Das Mesoderm steht im Bereiche des Knotens ebensowohl mit dem Entoderm wie mit dem Ektoderm in Verbindung. Die geschilderten Verhältnisse sind aber nur in einer verhältnismäßig kurzen Strecke zu finden. Ich kann sie nur an höchstens 10 Schnitten der betreffenden Serie sehen." Nach hinten von dieser Verwachsungsstelle ist im größeren Teil des Primitivstreifens das mittlere Keimblatt einzig und allein mit dem äußeren verschmolzen (Fig. 602). Der Entoblast zieht unter ihm als vollkommen selbständige Schicht hinweg, durch einen deutlichen Spaltraum von ihm getrennt.

An Querschnittsserien durch ältere Stadien des Primitivstreifens erhält man bei verschiedenen Säugetierarten Befunde, welche für die Ansicht sprechen, daß dieses embryonale Organ ein in die Länge ausgezogener Urmund sei, an dessen Rändern die verschiedenen Keimblätter durch Umschlag ineinander übergehen und dabei teilweise in einer Nahtlinie verschmolzen sind. Einige Beispiele, auf welche ich in meinem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte ein besonderes Gewicht gelegt habe, mögen auch hier Platz finden: Nach Untersuchungen von Heape am Maulwurf (Fig. 603) schneidet in die kleinzellige Masse des Primitivstreifens eine Rinne tief hinein. In ihrer Umgebung sind alle 3 Keimblätter untereinander verschmolzen; erst seitlich sind sie durch deutliche Spalten gesondert und ein jedes an seiner charakteristischen

Zellenart kenntlich, das äußere an den hohen, das untere an den stark abgeplatteten und das mittlere an den kleinen, mehr kugeligen oder polygonalen Zellen.

Durch besondere Klarheit zeichnen sich namentlich die Bilder aus, welche VAN BENEDEN von Embryonalanlagen des Kaninchens erhalten hat. An der tief einschneidenden Primitivrinne (Fig. 603) hängen alle

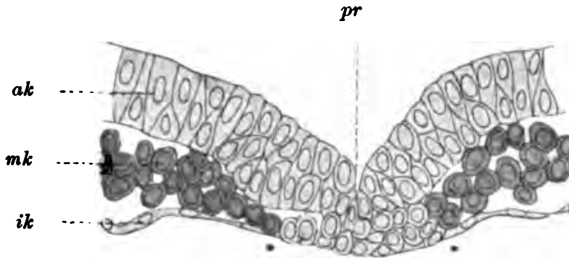


Fig. 603. Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Maulwurfes, mit Medullarplatte und Primitivstreifen, nach HEAPE. Der Schnitt ist durch die Primitivrinne geführt. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *pr* Primitivrinne.

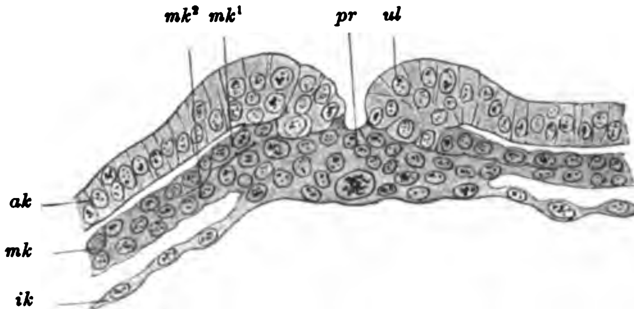


Fig. 604. Querschnitt durch die Primitivrinne eines Kaninchenkeims, nach ED. VAN BENEEEN. *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des letzteren. *ul* Primitivfalten (seitliche Urmundlippe). *pr* Primitivrinne.

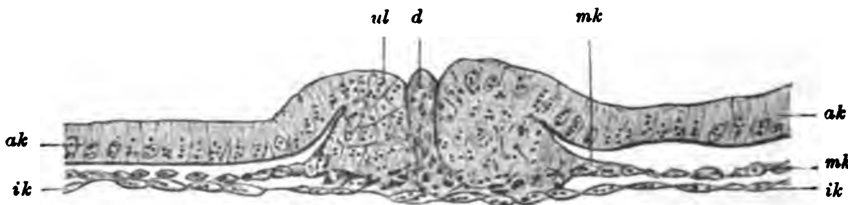


Fig. 605. Querschnitt durch die Primitivrinne des Kaninchens mit Dotterpfropf (*d*) zwischen den beiden seitlichen Urmundlippen (*ul*), nach CARIUS. *ak* äußeres, *ik* inneres, *mk* mittleres Keimblatt.

3 Keimblätter eine Strecke weit untereinander durch eine gemeinsame Zellenmasse zusammen. Dabei kann man mit ziemlicher Deutlichkeit bemerken, wie das äußere Keimblatt sich an der Primitivfalte in das parietale Mittelblatt umbiegt, während das viscerale Mittelblatt in das einschichtige Darmdrüsenblatt übergeht. In einigen Fällen beobachteten VAN BENEDEN und CARIUS bei Embryonen von Kaninchen

(Fig. 605) und Fledermäusen sogar einen zapfenartigen Vorsprung, welcher vom mittleren Keimblatt aus in den Zwischenraum zwischen den beiden Primitivfalten wie ein Keil hineinspringt und ein Querschnittsbild erzeugt, welches eine große Aehnlichkeit mit dem Dotterpfropf der Amphibien darbietet. Während Van Beneden auch diesen Vergleich zieht, hat Keibel allerdings das Bedenken geltend gemacht, daß bei den Amphibien der Dotterpfropf vom ventralen Darmentoderm ausgehe und später auch in die Begrenzung der ventralen Darmwand einbezogen werde, daß dagegen bei den Säugetieren der in die Primitivrinne eindringende Fortsatz vom Mesoderm abstamme und keinesfalls Material für die ventrale Darmwand liefere.

Wir wenden uns jetzt zu den wichtigen Veränderungen, die sich in der zweiten Periode am Kopffortsatz des Primitivstreifens abspielen und ein Pendant zu den vom Mesodermsäckchen der Reptilien beschriebenen Befunden liefern. Die Veränderungen lassen sich kurz dahin zusammenfassen: Der Kopffortsatz bekommt in seinem Innern eine Höhlung, die meist als Chordakanal, zuweilen auch als Canalis neurentericus bezeichnet wird; seine untere Wand, nachdem sie mit dem inneren Keimblatt eine Verschmelzung eingegangen ist, reißt längs dieser Naht ein: dadurch wird jetzt der Chordakanal seiner Länge nach in den unter dem inneren Keimblatt gelegenen Raum eröffnet. Bei den einzelnen Säugetierarten machen sich kleine Verschiedenheiten in dem Ablauf der genannten Vorgänge bemerkbar, so daß man zwei Typen unterscheiden kann.

In dem einen Typus bleibt der Chordakanal eng und kurz und stellt eine wenig auffällige Bildung dar; es hängt dies wohl hauptsächlich damit zusammen, daß gleich auf die Verschmelzung seiner unteren Wand mit dem inneren Keimblatt „die Eröffnung des Chordakanals" in die Darmhöhle erfolgt. In dem zweiten Typus ist der Chordakanal viel weiter und zugleich länger, bleibt während eines größeren Zeitraumes bestehen und fällt daher bei der Untersuchung von Querschnittserien dem Beobachter sofort als eine eigentümliche Bildung auf; es wird diese Modifikation wohl hauptsächlich dadurch hervorgerufen, daß der Verschmelzung mit dem Darmdrüsenblatt die Eröffnung des Kanals nicht gleich nachfolgt und daß daher zuvor der Kopffortsatz Zeit hat, zu größerer Länge auszuwachsen und sich dabei auszuhöhlen.

Beispiele der ersten Art bieten uns Embryonalanlagen von Kaninchen, Schaf, Schwein etc. dar. Aus einer Querschnittserie, die Bonnet (L. K. III[9] 1884, p. 217, 218; 1889, p. 71) vom Embryonalschild eines Schafes mit Kopffortsatz ohne Ursegmente erhalten hat, sind die Figuren 606—608 entnommen. Wenn wir mit der Durchmusterung

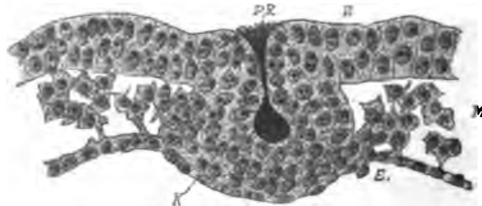


Fig. 606—608. Drei Querschnitte durch den Primitivstreifen und Kopffortsatz einer Keimhaut des Schafes. Nach Bonnet (L. K. III[9] 1884, Taf. XI, Fig. 61, 60, 58.)

Fig. 606. Schnitt durch die Primitivgrube.

der Serie von hinten beginnen, so zeigt uns Fig. 606 einen Durchschnitt durch den HENSEN'schen Knoten, in welchem die Primitivrinne sich nach unten zu einem runden, von radiär angeordneten

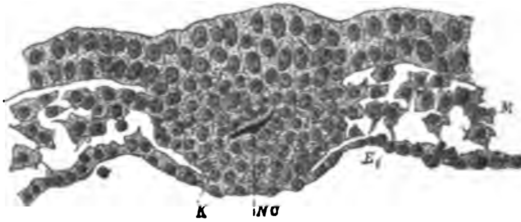


Fig. 607. Nachfolgender Schnitt durch den Knoten mit Urmundnaht und Chordakanal.

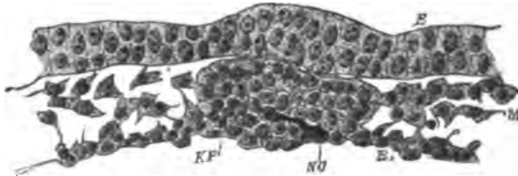


Fig. 608. Fünf Schnitte weiter nach vorn durch die Eröffnungsstelle des Chordakanals.

Epithelzellen umgebenen Hohlraum erweitert; dieser ist der Anfang eines engen Kanals, welcher sich auf einer kleinen Zahl von Schnitten durch den Anfang des Kopffortsatzes weiter verfolgen läßt, wie z. B. in Fig. 607. 5 Schnitte weiter nach vorn (Fig. 608) sieht man den engen Chordakanal sich in die Darmhöhle öffnen. Eine Rinne springt jetzt in den Kopffortsatz ein, der sich in den nächsten Schnitten der Serie vorübergehend noch einmal schließt, um sich dann abermals zu öffnen. Bei manchen Keimhäuten war zwar ein kurzer Kanal im Kopffortsatz, aber keine Ausmündung an der Oberfläche des HENSEN-schen Knotens nachzuweisen. BONNET zieht aus seiner Untersuchung das Endergebnis, daß auf vorübergehendem, ziemlich frühem Entwickelungsstadium „ein auf der Knotenoberfläche sich einsenkender, den Kopffortsatz des Primitivstreifens durchsetzender Kanal, wenigstens auf kurze Zeit, die Darmhöhle mit der später in die Bildung des Medullarrohres einbezogenen Knotenoberfläche des Primitivstreifens verbindet"; er vergleicht ihn dem Canalis neurentericus der Reptilien und Vögel.

Beispiele für den zweiten Typus liefern uns Meerschweinchen und Fledermaus, bei denen sich der Chordakanal durch ungewöhnliche Länge und Weite auszeichnet. Vom Meerschweinchen beschreibt uns LIEBERKÜHN (1882, p. 412—415) eine Querschnittserie durch einen Embryonalschild mit Primitivstreifen und langem Kopffortsatz vor dem Auftreten des ersten Ursegments (Fig. 609—613). Wenn wir mit der Betrachtung der Serie von hinten beginnen, so sehen wir den Kopffortsatz (Fig. 609) an der Stelle, wo er aus dem HENSEN-schen Knoten hervorgeht, vom seitlichen Mesoblast schon deutlich abgegrenzt mit einem sehr engen Spalt im Innern, der von radiär angeordneten Zellen umgeben ist. Eine Ausmündung desselben an der Oberfläche des Embryonalschildes, wie beim Schaf, ist hier nicht nachweisbar. Das innere Keimblatt ist der unteren Fläche des Kopf-

fortsatzes dicht angeschmiegt, aber noch abzugrenzen. Einige Schnitte weiter nach vorn hat sich der Spalt zu einem ansehnlichen Kanal ausgeweitet (Fig. 610). Die ganze Bildung sieht, wie LIEBERKÜHN

Fig. 609.

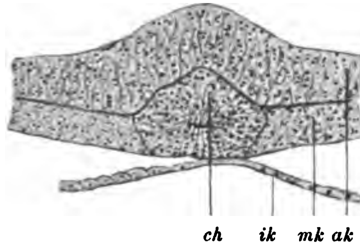


Fig. 610.

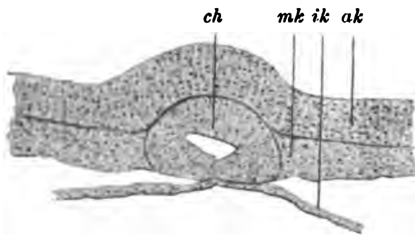


Fig. 611.

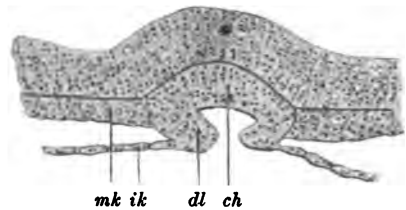


Fig. 612.

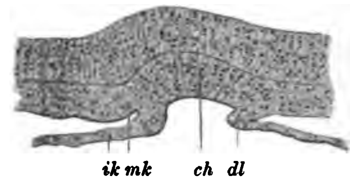


Fig. 613.

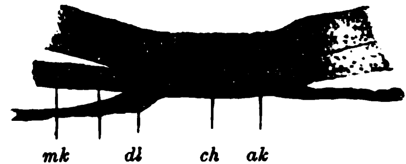


Fig. 609—613. Querschnitte durch den Kopffortsatz des in Fig. 614 abgebildeten Embryonalschildes vom Meerschweinchen. Nach LIEBERKÜHN (L. K. III[9] 1882, Taf. XX, Fig. 25—29).

Fig. 609. Anfang des Kopffortsatzes dicht vor dem HENSEN'schen Knoten.

Fig. 610. Einige Schnitte weiter nach vorn. Weiter Chordakanal.

Fig. 611 u. 612. Eröffnung des Chordakanals entsprechend dem großen Fleck in Fig. 614.

Fig. 613. Verbreiterung der Chordaplatte weiter nach vorn.

ak, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *ch* Chorda. *dl* Urdarmlippe.

sich ausdrückt, der des geschlossenen Medullarrohres sehr ähnlich. Dann kommt eine Gegend, wo entsprechend einer schon in Fig. 614 zu sehenden Einkerbung der Chordakanal sich nach unten zu einer Rinne geöffnet hat (Fig. 611). An den Rinnenrändern (*dl*) schlägt sich die eröffnete Kanalwand in das aus abgeplatteten Zellen zusammengesetzte innere Keimblatt um. LIEBERKÜHN bemerkt hierzu, „wenn man nicht anderweit wüßte, daß es sich um die Eröffnung einer Röhre handelte, so würde man ebenso gut an die Schließung einer solchen denken können; das Bild erinnert lebhaft an die Schließung der Rückenfurche". Weiter nach vorn (Fig. 612) wird die Rinne breiter, und ihre Wand ist vom seitlichen Mesoblast nicht mehr abzugrenzen. Endlich breitet sich die Chordaanlage (*ch*) zu einer etwas dünneren, breiten Platte aus, die seitwärts mit mittlerem und innerem Keimblatt zusammenhängt (Fig. 613).

Wie LIEBERKÜHN ferner festgestellt hat, findet beim sehr langen Chordakanal des Meerschweinchens eine Eröffnung gleichzeitig an

verschiedenen Stellen statt. Man kann das schon bei schwacher Vergrößerung am Flächenbilde des Embryonalschildes sehen, welches in die oben beschriebene Querschnittserie zerlegt wurde. In der Fig. 614 ist der Chordakanal nach der Beschreibung LIEBERKÜHN's „nicht nur in erheblicher Länge in der Mitte der Keimscheibe offen und zur flachen Rinne geworden, sondern dicht daran ist zunächst eine kleinere Oeffnung und weiter nach vorn wieder eine längere, aber schmale Spalte, dann folgt eine eben solche; und weiter nach vorn erscheinen noch 3 kleine Oeffnungen in der unteren Wand in einiger Entfernung voneinander. Dementsprechend wechseln nun auch an den Durchschnitten Kanal, Rinne und solide Chordaanlage miteinander ab; nur wird die Kanalwand nach vorn immer dünner und der Kanal selbst enger, was namentlich im Vergleich zur dicken Medullarplatte sogleich in die Augen fällt."

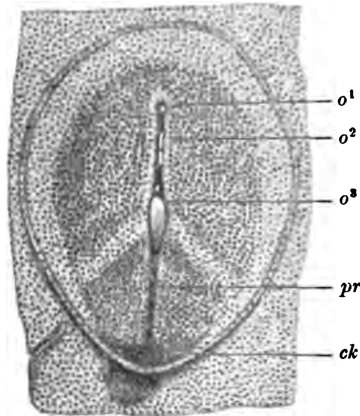


Fig. 614. Embryonalschild vom Meerschweinchen mit Primitivstreifen und Kopffortsatz, in welchem eine Reihe heller Flecken die Oeffnungen des Chordakanals in die Darmhöhle sind. Nach LIEBERKÜHN (L, K. III [9] 1882, Taf. XX, Fig. 30). *pr* Primitivstreifen. *ck* Caudalknoten. o^1, o^2, o^3 Oeffnungen in der unteren Wand des Kopffortsatzes.

Bei Vespertilio murinus (Fig. 615—617) ist der Chordakanal im Kopffortsatz, wie die schönen Untersuchungen VAN BENEDEN's lehren, wohl von einer noch größeren Länge und zugleich noch dadurch aus-

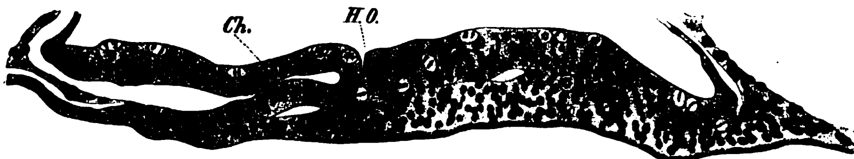


Fig. 615. Medianschnitt durch den Primitivstreifen eines Keimes von Vespertilio murinus. Nach VAN BENEDEN (L. K. III [9] 1888, Fig. 1). Entstehung des Chordakanals im Kopffortsatz. *HO* hintere Oeffnung des Kanals. *ch* Chordaplatte.

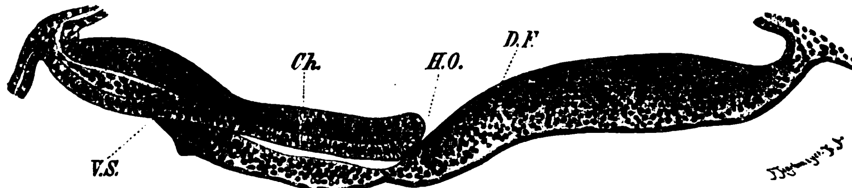


Fig. 616. Medianschnitt durch den Chordakanal eines Keimes von Vespertilio murinus vor seiner Eröffnung. Nach VAN BENEDEN (1888, Fig. 2). *VS* vordere Oeffnung, in einer Querspalte bestehend. *DF* Primitivstreifen. Andere Bezeichnungen wie oben.

gezeichnet, daß er am HENSEN'schen Knoten eine besondere Mündung nach außen besitzt. Längsschnitte durch mehrere Stadien, die wir

VAN BENEDEN verdanken, geben uns darüber den besten Aufschluß. Auf einem jüngeren Stadium beginnt der Kopffortsatz vor dem im Längsschnitt getroffenen Primitivstreifen bei den Buchstaben *HO* und

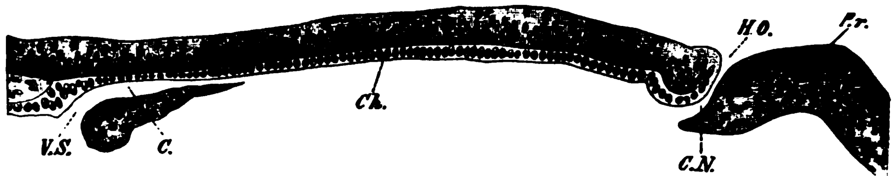


Fig. 617. Medianschnitt durch den in großer Ausdehnung eröffneten Chordakanal eines Keimes von Vespertilio murinus. Nach VAN BENEDEN (1888, Fig. 4). *NC* neurenterischer Kanal. *C* vorderer persistierender Teil des Chordakanals. *Pr* Primitivstreifen. Andere Bezeichnungen wie oben.

reicht nach vorn bis zu den Buchstaben *VS*. Der ganzen Länge nach wird er von einem weiten Chordakanal durchsetzt, der sich nach hinten am HENSEN'schen Knoten öffnet und an den Primitivstreifen anschließt. Seine Seitenwand geht beiderseits ohne Abgrenzung in das mittlere, aus 2 Zellenlagen bestehende Keimblatt über, und zwar so, daß die Decke des Kanals, eine einschichtige Platte von cylindrischen Epithelzellen, sich in die obere Mesoblastlage, sein aus mehreren Zellschichten zusammengesetzter Boden dagegen in die untere Lage fortsetzt.

Auf einem älteren Stadium öffnet sich der Chordakanal in die Darmhöhle durch Oeffnungen von zweierlei Art: 1) durch einen vorderen Querspalt (Fig. 617 *VS*), 2) durch mehrere Oeffnungen, die bald zu einer einzigen Längsspalte zusammenfließen. Die Längsspalte beginnt sich in der Mitte des Kanals zu bilden und von hier nach vorn und nach hinten zu vergrößern, doch so, daß an beiden Enden noch längere Zeit ein Stück des Bodens erhalten bleibt (Fig. 617). Ein solches findet sich am vorderen Ende des Kopffortsatzes noch zur Zeit, wo sich schon das Vorderhirnbläschen und die Kopfbeuge gebildet haben. Den hinteren, jetzt noch vorhandenen Teil des Kanals bezeichnet VAN BENEDEN als Canalis neurentericus und vergleicht ihn dem entsprechenden Gebilde der Sauropsiden.

Nach der Eröffnung des Chordakanals bietet uns die Rückengegend des Embryos bei den Säugetieren (Fig. 618 u. 619) fast genau

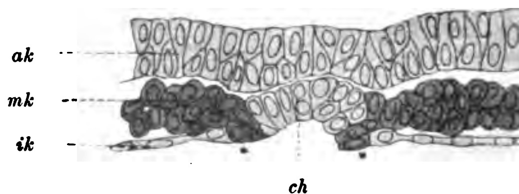


Fig. 618. Querschnitt durch die Chordarinne eines Keimes vom Maulwurf, dem auch Fig. 603 angehört. Nach HEAPE. *ak, mk, ik* wie oben. *ch* Chordaanlage. * Urdarmfalte.

die gleichen Befunde, wie beim Amphioxus, bei den Elasmobranchiern, den Amphibien (Triton) und den Reptilien. Auf diese frappante, für die Cölomtheorie so wichtige Uebereinstimmung habe ich zuerst in meiner Abhandlung über das mittlere Keimblatt der Wirbeltiere die

Aufmerksamkeit gelenkt und sie dann mit Nachdruck in allen Auflagen meines Lehrbuches der Entwickelungsgeschichte hervorgehoben. Wir finden jetzt bei Vertretern der aufgeführten Wirbeltierklassen in

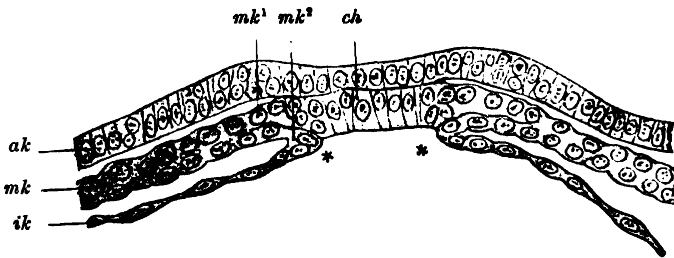


Fig. 619. Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Kaninchens. Nach VAN BENEDEN. *ak, ik, mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes. *ch* Chorda. * Urdarmfalte.

der Medianebene des Rückens unter der Medullarplatte die Chordaanlage, eine einfache Lage kubischer oder cylindrischer, fester zusammengefügter Epithelzellen. Sie liefert die Decke der Chordarinne, welche bei den Säugetieren nach Eröffnung des Chordakanals gleichfalls deutlich ausgeprägt ist. Links und rechts geht das Chordaepithel kontinuierlich in das parietale Blatt des Mesoblasts über, das aus mehr abgeplatteten Zellen besteht. Das ihm noch dicht angepreßte Blatt des visceralen Mesoblasts dagegen schlägt sich am Rand der Chordaanlage in das abgeplattete Darmdrüsenblatt um. Die Umschlagsstelle, die ich auch als Firste oder Lippe der Urdarmfalte (Fig. 618 u. 619 *) bezeichnet habe, bildet den vorspringenden Rand der Chordarinne.

Historisches. 1882 hat LIEBERKÜHN in einer ausführlichen, sehr sorgfältigen Untersuchung (1882 und 1884) zuerst im Kopffortsatz von verschiedenen Säugetierembryonen einen Hohlraum entdeckt, welchem er den Namen Chordakanal gab. Er verfolgte genau die „Eröffnung des Chordakanals" und die Entstehung der Chorda aus seiner dorsalen Wand. Zu ähnlichen Resultaten kam zu derselben Zeit v. KÖLLIKER (1882) durch Untersuchung von Kaninchenembryonen. Einen neuen Fortschritt führten fast gleichzeitig und unabhängig voneinander HEAPE (1883) und BONNET (1884, 1889) herbei, von denen der eine beim Maulwurf, der andere beim Schaf die Ausmündung des Chordakanals am HENSEN'schen Knoten entdeckten und ihn dem Canalis neurentericus der Reptilien und Vögel verglichen. VAN BENEDEN (1886, 1888), welcher einen sehr langen Chordakanal mit Ausmündung an der Primitivrinne bei der Fledermaus nachwies, verglich ihn der Urdarmeinstülpung der niederen Wirbeltiere, welcher Ansicht sich auch RABL (L. K. III [1] 1892) anschloß. Seitdem wurde der Chordakanal und die Entwickelung der Chorda bei Säugetieren noch öfters der Gegenstand eingehender Untersuchungen von Graf SPEE (1888), von GIACOMINI (1888), von CARIUS (1888). (Siehe L. K. III [9].)

Bei der vergleichenden Untersuchung des Kopffortsatzes und des Primitivstreifens auf verschiedenen Stadien ihrer Entwickelung ist es mehreren Forschern, welche besonders sorgfältige Untersuchungen hierüber angestellt haben, aufgefallen, daß, während der Kopffortsatz an Länge stetig zunimmt, der Primitivstreifen sich verkürzt; sie haben geglaubt, hieraus den Schluß ziehen zu können, daß sich der Primitiv-

streifen an seinem vorderen Ende in den Kopffortsatz umwandelt. Bei der großen Wichtigkeit dieser Frage für die erste Entwickelung und das Längenwachstum des Säugetierkörpers will ich die hierauf bezüglichen Angaben kurz zusammenstellen. Der erste Embryologe, der sich näher mit der Frage beschäftigt hat, scheint mir Lieberkühn (1884, p. 448—451) gewesen zu sein. Er verglich die Länge des Kopffortsatzes und des Primitivstreifens an 3 Querschnittserien durch Embryonalanlagen des Meerschweinchens, von denen die erste noch kein Ursegment zeigte, die andere mit 2 und die dritte mit 6 Ursegmenten versehen war. In dem ersten Fall findet er eine Länge des Primitivstreifens von 0,79 mm, im zweiten Fall von 0,44 mm, so daß demnach (abgesehen vom interstitiellen Wachstum) eine Verkürzung um 0,35 mm stattgefunden hat. Hierzu bemerkt Lieberkühn: „So viel wie sich der Primitivstreifenteil verkürzt hat, hat der Kopffortsatz an Länge zugenommen, d. h. es hat sich der Primitivstreifen in Kopffortsatz umgewandelt.“ Und in einer Zusammenfassung seiner Resultate stellt er als fünften und letzten Paragraphen seiner Abhandlung den Satz auf: „Aus einer Vergleichung der gesamten oben beschriebenen Vorgänge ergiebt sich, daß es sich hier um einen von vorn nach hinten ablaufenden Entwickelungsvorgang handelt, der die allmähliche Differenzierung der Medullarplatte und der Chorda aus dem Primitivstreifen zur Folge hat.“

Zu einem gleichen Resultat ist Bonnet bei Untersuchung verschiedener Embryonalanlagen des Schafes gelangt (1899, p. 77—82). Er findet, daß die Zellen, welche die Primitivrinne (Gastrularinne Bonnet's) begrenzen, „Cylinderform annehmen, sich schichten und sich nachträglich von der Gastrulaleiste (darunter versteht Bonnet die Zellenwucherung unter der Primitivrinne, also den tieferen Teil des Primitivstreifens) trennen“. Dadurch wird die Primitivrinne selbst „unter allmählicher Verbreiterung und Vertiefung in Medullarfurche umgewandelt.“ Desgleichen schließt Bonnet (1899, p. 80) aus der in 2 verschieden alten Serien hervortretenden auffallenden Verkürzung der Gastrulaleiste (Primitivstreifens) auf eine Umbildung ihres cranialen Endes in Chorda. „Die Chordaanlage“, heißt es, „greift in caudaler Richtung dadurch weiter, daß die Achse der Gastrulaleiste direkt in Chorda umgebildet und vom Ektoblast, Entoblast und Mesoblast (bei Bonnet steht hier Mesenchym) getrennt wird.“

Endlich hat im Anschluß an die von mir (L. K. IV. 1892) aufgestellte Urmundtheorie Keibel (A. L. III [10] 1894, p. 60—67) eingehend die Frage der Umwandlung des Primitivstreifens in den Kopffortsatz geprüft und sowohl Messungen an verschieden alten Embryonalanlagen des Schweines als auch in Tabellen zusammengestellte Zählungen der Kernteilungsfiguren in den verschiedenen Orten vorgenommen. Gegen ein erhebliches Eigenwachstum des Kopffortsatzes sprechen die nur spärlich in ihm aufgefundenen Kernteilungen. Nachdem noch andere Möglichkeiten erörtert sind, kommt Keibel zu dem Ergebnis, das ich mit seinen eigenen Worten wiedergebe: „Der Kopffortsatz muß auf Kosten des Primitivstreifens gewachsen sein. Dies Wachstum müssen wir uns so vorstellen, daß immer der vorderste Teil des Primitivstreifens sich in den Kopffortsatz umbildet, und damit das vordere Ende des Primitivstreifens zurückweicht etc.“ „Ist nun aber die eben vertretene Bildungsweise des Kopffortsatzes resp. der Chordaanlage richtig, und ich glaube, man wird daran nach dem vorgebrachten

Beweismaterial kaum zweifeln dürfen, so ergiebt sich daraus unmittelbar, daß in frühen Stadien der Primitivstreifen bis an das vordere Ende der Chorda und somit bis an das vordere Ende des Embryos überhaupt reicht. Es hat somit das Material für den Kopfteil des Embryos seiner Zeit im Primitivstreifen und zu beiden Seiten desselben gelegen. Im Moment, wo die Aftermembran deutlich geworden ist, kann man in seinen Schlüssen noch weiter gehen. Wir können dann feststellen, daß das Material für den ganzen Embryo sich seiner Zeit im Bereich des Primitivstreifens befunden hat. Mit anderen Worten: der Primitivstreifen durchsetzte einmal den Embryo in ganzer Ausdehnung."

Vergleich zwischen der Keimblattbildung bei den Säugetieren und den übrigen Wirbeltieren.

Nachdem wir auf den vorhergehenden Blättern mit der Anlage des Entoderms und des mittleren Keimblattes bei den Säugetieren bekannt geworden sind, ist es wohl an der Zeit, jetzt auch die Frage näher zu erörtern, inwieweit ihre Keimblattbildung zu den gleichen Vorgängen bei den anderen Klassen der Wirbeltiere Beziehungen darbietet. Hier kann es nun wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die meiste Uebereinstimmung mit den bei Reptilien und Vögeln erhaltenen Befunden besteht. Als solche Uebereinstimmungen führe ich an 1) die als erster Akt erfolgende, von der Entstehung des Mittelblattes scharf getrennte Anlage des inneren Keimblattes und sein in beiden Fällen erfolgendes Auswachsen mit freiem Rand; 2) den eine Zeitlang vollkommen fehlenden Zusammenhang zwischen innerem und mittlerem Keimblatt; 3) den vom Rand der Keimhaut entfernten, mehr central gelegenen Ursprungsort des mittleren Keimblattes. Namentlich zwischen Vögeln und Säugetieren besteht hier eine große Uebereinstimmung, indem bei beiden ein Hensen'scher Knoten, ein Primitivstreifen mit Rinne, ein Caudalknoten unterschieden werden können. Das Ei der Säugetiere bietet daher, obwohl es klein und dotterarm ist und eine totale Furchung durchmacht, doch keine primitiven Verhältnisse in seiner weiteren Entwickelung dar; weder seine Gastrulation, noch die Entstehung des mittleren Keimblattes lassen sich direkt an die bei Amphioxus und den Amphibien beobachteten Verhältnisse anschließen.

Somit lautet die Frage, welche jetzt von uns zu beantworten ist: wie kommt es, daß die dotterarmen und total sich furchenden Eier der Säugetiere Erscheinungen in der weiteren Entwickelung zeigen, welche bei Reptilien und Vögeln nach der früher gegebenen Erklärung eine direkte Folge des großen Dotterreichtums ihrer Eier sind? Die Antwort hierauf giebt uns eine zuerst von Haeckel aufgestellte Hypothese, daß die placentalen Säugetiere von Vorfahren abstammen, welche, wie Reptilien und Vögel, große, dotterreiche Eier besessen haben und ovipar gewesen sind.

Zu Gunsten dieser Hypothese können drei Thatsachen angeführt werden: Erstens sind bei den niedersten Säugetieren, bei den Monotremen, die Eier wirklich noch sehr groß und dotterreich und machen, wie auf p. 899 besprochen wurde, eine partielle Furchung durch. Zweitens haben auch die Beuteltiere, welche sich im System an die Monotremen zunächst anschließen, noch größere, dotterreichere Eier als die placentalen Säugetiere, denen sie aber sonst in der totalen

Furchung gleichen. Drittens entwickeln sich die Eihäute bei den Säugetieren genau so wie bei Reptilien und Vögeln; es entsteht auch ein besonderer Dottersack und ein Blutgefäßsystem, das bei den Sauropsiden für die Resorption des Dotters bestimmt ist, Organe, die auch bei den Vorfahren der Säugetiere wohl keine andere als diese Aufgabe besessen haben können. Auch läßt sich noch bei den Säugetieren die Ursache wohl erkennen, warum ihre Eier den Dotterreichtum, durch den sie sich bei früheren Vorfahren ausgezeichnet haben, wieder eingebüßt haben. Der Dotterschwund hängt offenbar damit zusammen, daß die Eier, anstatt nach außen abgelegt zu werden, in der Gebärmutter weiterentwickelt wurden. Denn hiermit war für den werdenden Keim eine neue und ergiebigere, weil unbeschränkte Quelle der Ernährung gefunden in Substanzen, die von den Wandungen der Gebärmutter ausgeschieden wurden. Die Mitgift des Dotters war hiermit überflüssig geworden. Das dotterarm gewordene Ei konnte sich wieder total teilen, weil das Hindernis der Teilung entfernt war; dagegen blieben die abgeänderte Keimblätterbildung ebenso wie die Hüllbildungen, die durch den Dottergehalt der Eier ursprünglich ins Dasein gerufen worden waren, erhalten, weil sie unter Wechsel ihrer Funktion in den Dienst der Ernährung durch die Gebärmutter traten und dementsprechende Abänderungen erfuhren.

Eine viel kompliziertere Hypothese hat Rabl zur Erklärung dieser und anderer Verhältnisse bei der Keimblattbildung der Wirbeltiere aufgestellt. Er glaubt, daß im Laufe der Stammesgeschichte der Wirbeltiere bei den Vorfahren von einigen der jetzt unterschiedenen Klassen der Nahrungsdotter mehrmals erworben und auch wieder verloren worden sei. Er stützt sich bei seiner Annahme hauptsächlich darauf, daß, wenn man die Eier nach ihrem Dottergehalt in holoblastische und meroblastische teilt, und wenn man nach dieser Einteilung auch die einzelnen Wirbeltierklassen systematisch gruppieren wollte, man zwei Gruppen erhalten würde, deren Glieder in keiner Weise verwandtschaftlich zusammengehören. Dagegen hält er sich für berechtigt, auf Grund der systematischen Verwandtschaft, wie man sie aus vergleichend-morphologischen Gründen für wahrscheinlich hält, Rückschlüsse auf einen Wechsel im Dottergehalt der Eier machen zu dürfen.

Zum Beispiel, weil nach der üblichen Annahme die Selachier als die Stammform der Amphibien betrachtet werden, die Eier der ersteren aber meroblastisch sind, zieht Rabl den Schluß, daß die Vorfahren der Amphibien noch dotterreichere Eier als die jetzt lebenden Nachkommen und eine partielle Furchung besessen haben müssen. Da nun nach der geläufigen Hypothese von amphibien-ähnlichen Vorfahren wieder Reptilien und Vögel abstammen, die wieder heutzutage dotterreiche Eier haben, so müsse hier zum zweiten Male ein Erwerb von Dottermasse neu eingetreten, bei den Säugetieren also dann konsequenterweise zum zweiten Male verloren worden sein. Seine Hypothese faßt Rabl in den Satz zusammen: „Wenn wir die Eier des Amphioxus und der Cyclostomen als primär dotterarme Eier mit totaler Furchung bezeichnen dürfen, so müssen wir die Eier der Ganoiden und Amphibien als sekundär dotterarme und diejenigen der placentalen Säugetiere als tertiär dotterarme bezeichnen. Wenn wir ferner die Eier der Selachier — da sie in der Reihe die ersten sind, die eine partielle Furchung zeigen — primär dotterreiche nennen dürfen, so müssen wir diejenigen der Teleostier,

Sauropsiden und Monotremen sekundär dotterreiche und ihre Furchung eine sekundär partielle nennen; aber auch hier haben wir wieder die Eier der Knochenfische wohl von denen der Sauropsiden und Monotremen zu scheiden."

Den von Rabl eingenommenen Standpunkt kann ich nicht teilen. Seinem, auf die systematische Verwandtschaft gestützten Beweisverfahren läßt sich leicht eine andere Fassung geben, welche sogar den Vorteil hat, daß dann die Erklärung für den verschiedenen Dottergehalt der Eier eine viel einfachere wird. Aus der Annahme, daß die heute lebenden Selachier und Amphibien gemeinsame Vorfahren besessen haben, kann man, anstatt des Schlusses, daß auch die Amphibien einmal so große Eier wie die heutigen Selachier und partielle Furchung besessen haben, mit gleichem Recht auch den Schluß ziehen, daß die gemeinsamen Vorfahren dotterärmere Eier mit totaler Furchung gehabt haben und daß ihnen in diesem Punkt die heutigen Amphibien mehr als die heutigen Selachier gleichen, bei welchen letzteren erst ein Erwerb des Dotters und dadurch bedingte Abänderung der ersten Entwickelungsprozesse eingetreten ist. Diese Art des Schlusses hat sogar den Vorzug, daß an den Anfang der Phylogenese das einfachere Verhältnis verlegt wird, wie man es a priori erwarten sollte. In der Amphibienentwickelung selbst ist ja auch nicht der geringste Umstand aufzufinden, welcher darauf hindeuten könnte, daß die Eier einmal dotterreicher und partiell gefurcht etc. gewesen seien. Im Gegenteil hat man bisher in der Bildung ihrer Blastula und Gastrula eine direkte, von dem primitiveren Zustand beim Amphioxus leicht ableitbare Entwickelungsweise erblickt. Von diesem Standpunkt aus liegt auch kein Grund zu der Annahme vor, nach welcher Rabl die Eier der Säugetiere als tertiär dotterarme bezeichnet.

In dem Urteil, daß die Keimblattbildung der Säugetiere und der Sauropsiden viele gemeinsame Züge darbietet, stimme ich mit den meisten Embryologen überein, mit Balfour, Van Beneden, Rabl, Keibel, Bonnet, Schauinsland u. a.; in der Deutung vieler einzelner Verhältnisse aber und besonders in der Vergleichung mit den niederen Wirbeltieren machen sich recht verschiedene Auffassungen geltend. — Ich werde daher meinen Standpunkt jetzt noch einmal kurz zusammenfassen und anderen gegenüber näher begründen. Ein besonders charakteristisches Merkmal in der Keimblattbildung aller 3 Klassen der Amnioten erblicke ich in der scharfen Sonderung, welche bei der Entwickelung des Darmdrüsenblattes und des mittleren Keimblattes eingetreten ist. Während bei dem Amphioxus durch die Gastrulation ein primäres inneres Keimblatt gebildet wird, welches sich erst nachträglich durch Ausstülpung wieder in ein sekundäres inneres und in ein mittleres Blatt sondert, kommt es bei den Amnioten gar nicht zur Anlage eines primären inneren Blattes, vielmehr tritt die Sonderung verfrüht gleich bei der ersten Anlage ein, indem für sich das Zellenmaterial zur Bildung des Darmdrüsenblattes und etwas später, deutlich getrennt vom ersten Prozeß, das Zellenmaterial für das mittlere Keimblatt aus der Wand der Keimblase oder der Keimhaut entwickelt wird. Wer den ganzen Vorgang als Gastrulation bezeichnen will, kann mit Hubrecht, Keibel und Wenkebach (siehe p. 819) sagen, daß sie bei den Amnioten in zwei getrennte Phasen zerlegt sei.

Eine hervorstechende Eigentümlichkeit in der Keimblattbildung bei den Amnioten sehe ich zweitens darin, daß in der ersten Phase der Gastrulation eine Einstülpungshöhle vollkommen fehlt, wodurch sich die Amnioten von den Amnionlosen in auffallender Weise unterscheiden. Während bei letzteren gerade die Anlage des inneren Keimblattes durch Einstülpung sehr deutlich ist, bedarf es bei ersteren einer Interpretation, um eine Anknüpfung an die einfacheren Vorgänge zu ermöglichen. In dieser Beziehung kann man darauf hinweisen, daß auch bei den Amnioten das innere Blatt sich von einem kleinen Bezirk der Keimhaut aus bildet, daß es sich von diesem Bezirk aus, wo ein Zusammenhang mit dem äußeren Blatt lange Zeit bestehen bleibt, nach der Peripherie mit freiem Rand ausbreitet, bis es den antiembryonalen Pol erreicht hat, daß diese Ausbreitung wohl auf einer Zellenwanderung beruht, welche, von einem Punkte aus erfolgend, sich als Ersatz dem Vorgang der Invagination an die Seite stellen ließe. Bei den Reptilien ist der Ort, von welchem die Entwickelung des inneren Blattes ausgeht, die Primitivplatte, bei den Vögeln ein Bezirk im hinteren Abschnitt der Keimhaut am Uebergang des hellen in den dunklen Fruchthof, bei den Säugetieren der Embryonalknoten.

Im Gegensatz hierzu ist in der zweiten Phase der Keimblattbildung bei den Amnioten der Charakter der Invagination viel besser ausgeprägt als bei den meisten Anamniern. Es läßt sich deutlich zeigen, daß Chorda und mittleres Keimblatt durch Einstülpung von Zellenmaterial entstehen, welches von einer scharf begrenzten Einstülpungsstelle her aus dem äußeren Keimblatt hervorwuchert, sich in den Spalt zwischen die primären Keimblätter hineinschiebt und peripherwärts ausbreitet. Bei den Reptilien entspricht die Einstülpungsstelle dem Ort, von dem aus sich auch das innere Blatt gebildet hat. Auch bei Vögeln und Säugetieren wird ein Zusammenhang zwischen beiden Anlagestellen bestehen, welche zusammen dem Urmund der Anamnia entsprechen würden. In der zweiten Phase der Keimblattbildung kommt es sogar zu einer Einstülpungshöhle, die bei einzelnen Vertretern der Amnioten fast ebenso deutlich ausgeprägt ist wie die Gastrulahöhle bei den Anamniern während der Entwickelung des inneren Keimblattes. Besonders ist dies bei dem Mesodermsäckchen der Reptilien der Fall. Mehr reduziert ist die Höhlung in dem sogenannten Chordakanal der Säugetiere, ganz oder fast ganz geschwunden in dem Primitivstreifen und Kopffortsatz der Vögel, von denen nur einzelne Arten und meist nur auf vorübergehenden Stadien ihrer Entwickelung Reste von Höhlungen, einen verkümmerten Chordakanal und Canalis neurentericus erkennen lassen.

In Zusammenhang mit der zeitlich getrennten Anlage des inneren und mittleren Keimblattes sind bei den Amnioten die von beiden umschlossenen Hohlräume eine Zeitlang voneinander getrennt, worin wieder eine bemerkenswerte Abweichung von den Verhältnissen der Anamnia gegeben ist; doch wird auf sekundäre Weise die Verbindung schließlich wiederhergestellt dadurch, daß bei den Reptilien das Mesodermsäckchen durch Einreißen seines Bodens, bei den Säugetieren der Chordakanal, bei den Vögeln der Canalis neurentericus sich in den Raum unter dem Darmdrüsenblatt, also in die Darmhöhle, eröffnet. Erst hiernach ist in den Lagebeziehungen der Keimblätter bei den Anamniern und den Amnioten wieder ein völlig gleichartiges

Verhältnis hergestellt. Es besteht darin, daß vom Amphioxus bis zu den Säugetieren eine Zeitlang an der Decke des ursprünglichen Darmraumes die Chordaplatte liegt, beiderseits begrenzt von den Firsten der beiden Urdarmfalten.

Wenn wir die Keimblattbildung der Amnioten und des Amphioxus miteinander vergleichen, so besteht zwischen dem primären inneren Keimblatt des letzteren und der unteren Schicht (Paraderm, Lecithophor) der zweiblätterigen Keimhaut der Amnioten eine Homologie; dieselbe muß aber in der Sprache der vergleichenden Anatomie als eine inkomplette bezeichnet werden; denn die Uebereinstimmung erstreckt sich bloß auf das innere Keimblatt des Amphioxus mit Ausschluß des dorsal gelegenen (und also auch später eingestülpten) Bezirks, aus welchem sich die Chorda und das mittlere Keimblatt (die Cölomsäcke) bilden. Dieser Bezirk des Amphioxus ist homolog der Zellenmasse, welche bei den Amnioten in der zweiten Phase (unter Bildung eines Mesodermsäckchens bei den Reptilien) eingestülpt wird. (Vergleiche auch das hierüber in der Einleitung auf p. 709 Gesagte.)

Wie sich aus obiger Zusammenstellung ergiebt, weiche ich in mehreren wichtigen Punkten von Anschauungen ab, welche sich KUPFFER, VAN BENEDEN, RABL, BONNET u. a. gebildet haben. Nach ihnen ist die bei Reptilien auftretende Einstülpung das Gastrulasäckchen, welchem bei den Vögeln und Säugetieren der Primitivstreifen und Kopffortsatz entspricht. In der Litteratur findet man daher häufig die Höhle des Mesodermsäckchens oder den Chordakanal als Urdarm (VAN BENEDEN, BONNET etc.) und den Primitivstreifen der Vögel als Gastrulaleiste (BONNET) bezeichnet. Bei dieser Auffassung wird die schon vor der vermeintlichen Gastrulation vorhandene Zellenschicht, welche ich als inneres Keimblatt beschrieben habe, als eine den Amnioten eigentümliche Bildung hingestellt, und ist ihr daher der Name Paraderm (KUPFFER) und Lecithophor (VAN BENEDEN) gegeben worden.

Am deutlichsten und konsequentesten hat sich hierüber VAN BENEDEN sowohl in seinem Aufsatz aus dem Jahre 1888 als 1899 ausgesprochen. „Es ist klar", bemerkt er, „daß das sogenannte zweiblätterige Stadium der Säugetiere der Gastrulation, d. h. der Einstülpung, die man von der Epibolie auseinanderhalten muß, vorangeht und daß die 2 Schichten dem Ektoderm und Entoderm des Amphioxus nicht entsprechen. Dieser Schluß geht schon daraus hervor, daß nicht allein die Organe des Epiblasts, sondern auch die Chorda und der ganze Mesoblast aus der äußeren Schicht sich bilden." Der letzteren giebt daher VAN BENEDEN den besonderen Namen „Blastophor" und homologisiert sie der oberen gefurchten Halbkugel der Amphibien. Die untere Schicht aber, welche der unteren weniger gefurchten Halbkugel der Amphibien entsprechen soll, heißt er Lecithophor (Paraderm von KUPFFER). In derselben Weise beurteilt er die beiden primitiven Schichten der Reptilien und Vögel. An der 1888 entwickelten Auffassung hält VAN BENEDEN auch noch 1899 fest in dem Satz: „Les deux couches de l'embryon didermique ne sont pas homologues aux feuillets primordiaux de l'Amphioxus et ce serait enlever aux mots épiplaste et hypoblaste, ectoderme et entoderme, tout sens morphologique que de désigner sous le nom d'ectoderme la couche externe de l'Amphioxus qui représente seulement l'ébauche de l'épiderme et du système nerveux, et la couche externe de l'embryon didermique des Sauropsides et des Mammifères, qui produit non seulement l'épiderme et le système nerveux, mais encore l'archenteron, la plaque notochordale et tout le

mésoblaste. C'est pourquoi j'ai créé les noms ‚blastophore' et ‚lécithophore'."

Mit VAN BENEDEN stimmt auch RABL in seiner Auffassung überein, von welcher er selbst sagt, „daß sie in allen wesentlichen Punkten den Erörterungen entspreche, die VAN BENEDEN an seine Beobachtungen über die Keimblätterbildung der Säugetiere geknüpft hat" (L. K. III [1] 1892, p. 172). Es geht dies auch aus dem von ihm entworfenen Schema einer Amniotengastrula (Fig. 620) hervor, in welchem *cb* das durch Gastrulation

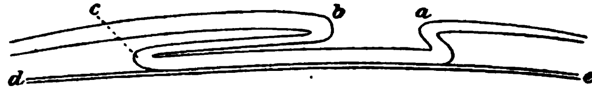


Fig. 620. Schema der Amniotengastrula im medianen Durchschnitt, nach RABL.

gebildete Entodermsäckchen und *de* das Paraderm (Lecithophor) ist, welches den am Boden der Blastula gelegenen Dotterzellen der Amphibien verglichen wird.

Gegen diese Auffassung der Gastrulation haben sich schon früh HUBRECHT und KEIBEL ausgesprochen, indem sie zwei Phasen derselben wie auch später WENKEBACH bei den Reptilien, unterschieden haben. „Ist es nicht wahrscheinlicher", bemerkt HUBRECHT 1888, „daß in der That die Chordahöhle nicht, wie es VAN BENEDEN will, dem Archenteron, sondern nur einem Teil desselben entspräche, und daß der andere Teil vom primitiven Hypoblast umschlossen ist?" (L. K. III [9] 1888*, p. 911). Den zuerst gebildeten Teil bezeichnet er als cenogenetischen, den vom Primitivstreifen aus entstehenden Teil als den palingenetischen Hypoblast. Auch KEIBEL, indem er die Schlußfolgerungen VAN BENEDEN's zu widerlegen sucht, ist unabhängig von HUBRECHT zu der Annahme zweier Phasen der Gastrulation geführt worden. Auf der ersten Phase wird das Dotterentoderm als Auskleidung des Dottersacks, auf der zweiten Phase werden die Chordaanlage, die Chordahöhle und die mittleren Keimblätter angelegt. Durch 8 Schemata hat KEIBEL seine Auffassung deutlich zu machen gesucht (A. L. III [10] 1894, p. 105—117 u. Fig. 42—48).

In den verschiedenen Auflagen meines Lehrbuches habe ich immer an der Ansicht festgehalten, daß das Paraderm KUPFFER's und der Lecithophor VAN BENEDEN's dem inneren Keimblatt der niederen Wirbeltiere entspricht und daß die Chordahöhle nur einem kleinen, dorsalen Abschnitt des Urdarms vergleichbar ist.

Die weitere Entwickelung der Chorda- und Medullarplatte, des mittleren Keimblattes, die Bildung von Schwanz und After.

Wir hatten die Entwickelung der Achsenorgane auf dem Stadium verlassen, auf welchem die Keime aller Wirbeltiere die größte Uebereinstimmung untereinander erkennen lassen und welches in Fig. 619 dargestellt ist. Die weiteren Veränderungen vollziehen sich in der nächsten Periode bei den Säugetieren nach demselben Prinzip, das wir schon so oft kennen gelernt haben. Es erfolgt jetzt die Abtrennung der Chordaanlage vom parietalen Mesoblast, Zusammenkrümmung der Platte und Umwandlung in einen Strang, Unter-

wachsung des letzteren vom Darmdrüsenblatt, das sich ebenfalls an der Firste der Urdarmfalte vom visceralen Mesoblast ablöst. Auf verschiedenen Stadien der Entwickelung kann die von vorn nach hinten fortschreitende Chordabildung geringe Modifikationen darbieten, je nachdem der eine oder andere Vorgang etwas früher oder später einsetzt. Den ganzen Vorgang hat man die „Ausschaltung der Chorda aus dem Entoderm“ benannt. KEIBEL, der sich nach LIEBERKÜHN besonders eingehend mit der Entstehung der Säugetierchorda beschäftigt hat, faßt seine Ergebnisse in die Sätze zusammen (L. K. III⁹ 1889, p. 38):

„Die Chorda kann sich aus dem Verbande des Entoblasts sowohl durch einfache Unterwachsung als durch direkte Einfaltungsprozesse ausschalten. Im ersteren Falle erhalten wir eine platte Chorda, wie sie z. B. aus dem KÖLLIKER'schen Handbuch bekannt genug ist; im zweiten hat die Chorda alsbald eine Gestalt, welche ihrer definitiven gleich ist oder ihr doch nahe kommt. In den Fällen nun, in welchen die Chorda zunächst einfach aus dem Entoderm ausgeschaltet wird, erfolgt noch nachträglich eine Umordnung der Chordazellen, welche einem Einfaltungsvorgang gleichzusetzen ist. In beiden Fällen kann nachträglich noch ein Kanal im Innern der Chorda auftreten, welchen ich als ‚sekundären Chordakanal‘ bezeichnen will.“

Ergänzend zu unserer Darstellung sind jetzt noch einige Sätze über das vorderste Ende der Chorda, welche schließlich bis zur Rachenhaut heranreicht, hinzuzufügen. Es wird nämlich von einigen Forschern, besonders aber von BONNET (L. K. III⁹ 1889, p. 68—72), wie mir scheint, nicht ohne Grund, behauptet, daß dasselbe nicht vom Kopffortsatz, sondern direkt vom inneren Keimblatt abstamme, welches die Kopfdarmhöhle auskleidet und von der ersten Phase der Gastrulaeinstülpung herrührt. Wie VAN BENEDEN für die Fledermaus angegeben hat, öffnet sich nach vorn der Chordakanal durch einen queren Spalt, und geht dann seine Decke, die Chordaanlage, kontinuierlich nach vorn in das Darmdrüsenblatt ohne Abgrenzung weiter fort. Nach der Darstellung von BONNET sondert sich hier noch in der Verlängerung des Kopffortsatzes eine breite Entoblastplatte, indem in ihrem Bereich die Zellen etwas höher werden, und schnürt sich später rinnenförmig vom inneren Keimblatt zur Chorda ab.

Anderer Ansicht ist KEIBEL (l. c. 1889, p. 27). Er hebt zwar selbst hervor, daß „in der Verlängerung des Kopffortsatzes das Entoderm schon vor der Einschaltung der Chorda verdickt ist und daß, nachdem die Einschaltung geschehen ist, sich beim besten Willen keine Grenze mehr zwischen den eingeschalteten Zellen und dem Entoblast erkennen lasse“. Gleichwohl glaubt er, daß die Chordabildung allein aus dem Zellenmaterial des Kopffortsatzes hervorgehe, von dem er, gestützt auf VAN BENEDEN und CARIUS, annimmt, daß er sehr weit nach vorn auswachse. Das craniale Chordaende reicht nämlich schließlich bis an die Rachenhaut heran, wie STRAHL, CARIUS (1888) und KEIBEL für Meerschweinchen und Kaninchen, BONNET für das Schaf nachgewiesen haben. Die Chorda verschmilzt hier an ihrem vorderen Ende auf das innigste mit dem äußeren Keimblatt, gerade hinter der Stelle, wo sich die Hypophysentasche anlegt, und ruft hier sogar eine kleine, trichterförmige Einziehung hervor, wie aus dem lehrreichen Längsschnit (Fig. 621) deutlich zu ersehen ist. Die Einziehung ist als die SEESSEL-sche Tasche oder als die Gaumentasche SELENKA's in der Litteratur

bekannt. Erst einige Zeit nach dem Durchreißen der Rachenhaut löst sich die Chorda vom Epithel der eingerissenen Rachenhaut ab und endet dann frei im Mesenchym, oft mit hakenförmig umgebogenem Ende (KEIBEL, KANN, CARIUS).

Litteratur. Außer den schon früher erwähnten Untersuchungen über Chordaentwickelung ist noch die 1889 erschienene zusammenfassende Abhandlung von KEIBEL „Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugetieren" zu erwähnen. Die Beziehungen des vorderen Endes der Chordaanlage zur Rachenhaut stellten fest: SELENKA (1887) beim Opossum, KANN (1888), CARIUS (1888), BONNET (1889), KEIBEL (1889) bei mehreren anderen Säugetieren.



Fig. 621. Medianschnitt durch das craniale Chordaende eines Embryos vom Schaf, nach BONNET (1889, Taf. V, Fig. 19). *Ch* Chorda. *Hy* Hypophysentasche. *MB* Mundbucht. *RH* Rachenhaut.

Die Umbildung der Medullarplatte zum Rohr braucht nicht für die Säugetiere besonders geschildert zu werden, da sie sich in wesentlich derselben Weise wie bei den Reptilien und Vögeln (siehe p. 847, 884) vollzieht.

Dasselbe gilt von der Sonderung des mittleren Keimblattes in Ursegment- und Seitenplatte. Die Gliederung der ersteren in Ursegmente, welche ebenfalls wieder auf einer Abschnürung beruht (siehe p. 886), beginnt beim Kaninchen etwa am 9. Tage nach der Befruchtung. Links und rechts von der Medullarfurche, die um diese Zeit noch nicht geschlossen ist, bilden sich in einiger Entfernung vor dem HENSEN'schen Knoten 2 helle Querspalten in der Ursegmentplatte aus und sondern aus ihr das zweite würfelförmige Ursegmentpaar. Das erste liegt vor ihm und ist, wie RABL (L. K. III [1] 1892*, p. 63) hervorhebt, nach vorn nicht abgeschlossen, sondern geht stets kontinuierlich in das ungegliederte Mesoderm des Vorderkopfes über. Nach RABL's Angabe „tritt es ausnahmslos unmittelbar hinter jener Stelle auf, an der sich das Gehörbläschen bildet". Alle folgenden Ursegmente entstehen nacheinander hinter dem ersten (Fig. 594). Davon, daß vor diesem keine Neubildung später mehr erfolgt, giebt RABL an, sich durch seine eigenen Untersuchungen auf das bestimmteste überzeugt zu haben, so daß alle gegenteiligen Angaben auf einer Täuschung beruhen. Ferner greift die Ursegmentbildung niemals in das Bereich des Primitivstreifens über, solange derselbe besteht, sondern spielt sich immer in einiger Entfernung vor ihm ab. In der Umgebung des Primitivstreifens erhält sich also auf den verschiedenen Stadien der Entwickelung immer der primitive Zustand des mittleren Keimblattes.

Wie bei allen Wirbeltieren nimmt die Entwickelung des Afters auch bei den Säugetieren von dem hinteren Ende des Primitiv-

streifens ihren Ausgang, in entsprechender Weise, wie es vom Hühnchen dargestellt wurde. Die einleitenden Schritte sind bei Embryonen zur Zeit, wo sich die ersten Ursegmente differenzieren, beobachtet worden. An einer kleinen Stelle löst sich das mittlere Keimblatt aus seinem Zusammenhang mit dem Primitivstreifen. Es entsteht so am Ende der Primitivrinne ein Epithelstrang, der eine kleine Strecke weit direkt das äußere mit dem inneren Keimblatt verbindet, der Afterstrang. Nach kurzer Zeit kommt es in demselben zu einer Quertrennung, wodurch ein Teil des Afterstrangs dem Ektoderm, der andere Teil dem Entoderm zugeteilt wird (Fig. 622). Beide Teile

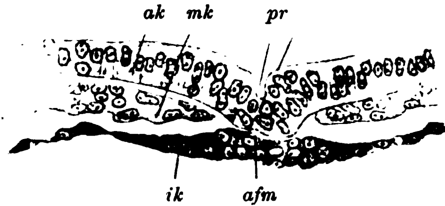


Fig. 622. Querschnitt durch Keimscheibe 3 eines Schweineembryos mit beginnender Aftermembran, nach KEIBEL (A. L. III[10] 1894, Taf. II, Fig. 15). *ak, ik, mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt. *afm* Aftermembran. *pr* Primitivrinne.

legen sich dann dicht aneinander und stellen, nur durch eine feine Grenzlinie voneinander getrennt, zusammen die Aftermembran dar, wie sie zuerst von MIHALCOWICS genannt worden ist (Fig. 623).

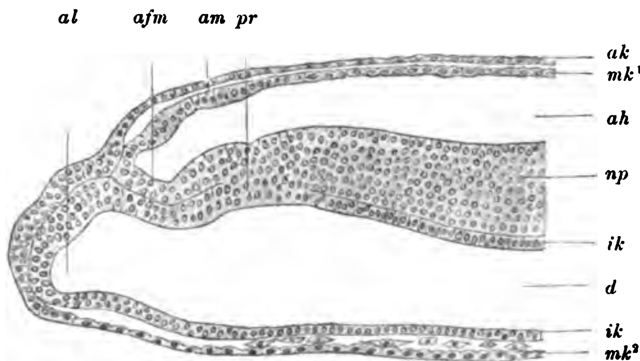


Fig. 623. Medianschnitt durch das hintere Ende eines 16 Tage alten Schafembryos mit 5 Paar Ursegmenten, nach BONNET. *al* Allantois. *afm* Aftermembran. *am* Amnion. *ah* Amnionhöhle. *ak* äußeres Keimblatt und *mk*¹ mittleres Keimblatt, welches an der Amnionbildung beteiligt ist. *np* Uebergang der Nervenplatte in den Primitivstreifen. *pr* Primitivrinne in der Gegend des Canalis neurentericus. *ik* Darmdrüsenblatt. *mk*² Darmfaserblatt. *d* Darmrohr.

Zuweilen sind im Afterstrang deutliche Spuren einer seine Achse durchsetzenden Lichtung, z. B. beim Kaninchen (KÖLLIKER, GIACOMINI) beobachtet worden, wodurch BONNET einen Afterkanal oder Afterblastoporus zu unterscheiden veranlaßt worden ist.

In einem Punkt besteht noch zwischen den Forschern, welche die Afterentwickelung untersucht haben, eine Differenz, welche möglicherweise auf geringfügigen Verschiedenheiten zwischen den einzelnen zur Untersuchung verwandten Säugetierarten beruht. Während nach BONNET (1889, p. 92) beim Schaf die Aftermembran das letzte Ende des Primitivstreifens bezeichnet (Fig. 623) und unmittelbar hinter ihr

sich die hintere Amnionfalte erhebt, findet Keibel (A. L. III[10] 1894, p. 33) bei Schweineembryonen, daß noch nach rückwärts von ihr sich der Primitivstreifen in verkümmertem Zustand eine kleine Strecke weit fortsetzt; denn er sieht noch auf einer Anzahl von Schnitten der Serie hinter der Aftermembran wieder eine Verschmelzung zwischen äußerem und mittlerem Keimblatt auftreten, was ja für die Primitivstreifenbildung allerdings charakteristisch ist.

Ueber die Lage der Aftermembran zum Primitivstreifen und ihre Lageveränderung im weiteren Verlauf der Entwickelung geben am besten Längsschnitte Aufschluß. Noch bei einem Schafembryo mit 5 Paar Ursegmenten (Fig. 623) ist sie ganz dorsal gelegen, einerseits unmittelbar hinter dem jetzt schon sehr verkümmerten Primitivstreifen, in dessen Bereich alle 3 Keimblätter zu einer einzigen Zellenmasse verschmolzen sind, andererseits vor der hinteren Ursprungslinie des Amnions, welches schon das Hinterende des Embryos einscheidet. Unter der Aftermembran liegt der Darmraum, aus welchem nach unten und hinten die Allantois eben hervorzuwachsen beginnt. Später kommt die ihrem Ursprung nach rein dorsale Bildung an die untere Fläche der Schwanzwurzel zu liegen. Es hängt dies, wie schon früher auseinandergesetzt wurde, damit zusammen, daß aus dem vor der Aftermembran gelegenen Rest des Primitivstreifens sich der Schwanz entwickelt. Durch lebhafte Vermehrung der Zellen tritt ein kleiner Höcker dorsal hervor, die Schwanzknospe, und legt sich, je mehr er in die Länge auswächst, über die Aftermembran herüber (Fig. 624). Mehr und mehr kommt so die dorsal entstandene Bildung an die ventrale Seite des embryonalen Körpers zu liegen, wo sie zwischen der Schwanzwurzel und der Anlage der Allantois aufgefunden wird. Die Zerreißung der Aftermembran erfolgt relativ spät, bei Wiederkäuern z. B. erst bei Embryonen, die älter als 24 Tage sind.

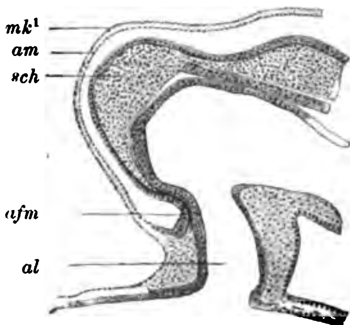


Fig. 624a. Medianschnitt durch das Schwanzende eines 18 Tage alten Schafembryos mit 23 Ursegmentpaaren, nach Bonnet. *sch* Schwanzknospe oder Endwulst. *am* Amnion. *mk*[1] Hautfaserblatt desselben. *afm* Aftermembran, ventralwärts und nach vorn vom Endwulst gelagert. *al* Allantois.

Litteratur. Kölliker wurde an Querschnittserien durch Kaninchenembryonen mit 3 Ursegmenten auf einen am Ende des Primitivstreifens gelegenen, Ektoderm und Entoderm direkt verbindenden Epithelstrang aufmerksam. Darauf hat Strahl (1886) ebenfalls beim Kaninchen nachgewiesen, daß aus dem Epithelstrang sich die Aftermembran bildet, daß diese demnach ganz dorsal aus dem hinteren Ende des Primitivstreifens entsteht. Zu demselben Ergebnis gelangte C. Giacomini in seiner Abhandlung „Sul canale neurenterico e sul canale anale", 1888. Bonnet (1889, p. 90—95) hat die Afterbildung bei Schafembryonen, Keibel (A. L. III[10] 1894, p. 32) bei Embryonen vom Schwein untersucht. [Bei den Jahreszahlen siehe L. K. III[9], wenn nicht anders angegeben ist.]

Nachtrag. Auf die Ende 1902 erschienene Arbeit HUBRECHT's über die Keimblätterbildung bei Tarsius spectrum gehe ich in einem Nachtrag noch etwas näher ein. In ihr beschreibt HUBRECHT einen außerordentlich deutlich ausgeprägten Blastoporus in der zweiblätterigen Keimhaut von Erinaceus und giebt von ihm eine Abbildung, die ich in Fig. 624 b

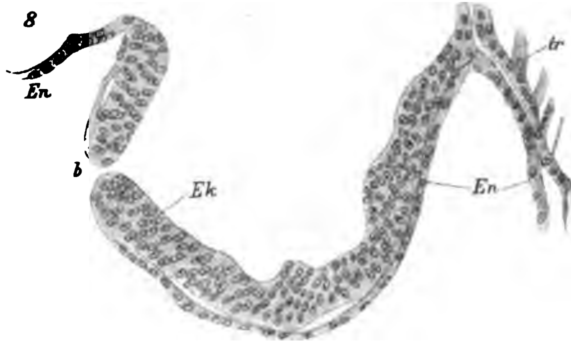


Fig. 624 b. Ein gebogener Embryonalschild vom Igel mit etwas geöffnetem Blastoporus nach HUBRECHT (L. K. III[9] 1902). *Ek*, *En* äußeres, inneres Keimblatt. *b* Blastoporus. *tr* Trophoblast.

reproduziert habe. Einen ähnlichen hat er auch bei der Spitzmaus beobachtet und so die Anzahl der auf p. 908—910 aufgezählten Befunde um zwei weitere vermehrt.

Eine Darstellung, die von den anderweit bekannten Verhältnissen sehr abweicht, giebt HUBRECHT von der Entwickelung des Mesoblasts. Er nimmt einen mehrfachen Ursprung für denselben an und befürwortet den Vorschlág von KLEINENBERG (L. K. III[1] 1886), „den Begriff eines mittleren Keimblattes überhaupt aufzugeben und am Ende des Zweiblätterstadiums nicht nach dem Ursprung eines dritten Blattes, sondern nach dem Entstehen der verschiedenen Organanlagen zu fahnden" (l. c. p. 84). Früher als bei anderen Säugetieren läßt er schon einen Teil des Mesoblasts noch vor der Anlage des Primitivstreifens als eine „ventrale Mesoblastblase" entstehen, die sich neben der Nabelblase vorfindet (l. c. p. 18—19).

In theoretischer Hinsicht hat HUBRECHT seinen Standpunkt erheblich verändert. Den Amphioxus hält er nicht mehr geeignet als Ausgangspunkt für eine vergleichende Ontogenese. Die von ihm selbst mitbegründete Lehre von der zweiten Phase der Gastrulation hat er jetzt aufgegeben. Als Gastrulation bezeichnet er nur die Entwickelung des Darmdrüsenblattes und schließt hiervon die zweite Phase, in der sich mittleres Keimblatt und Chorda bildet, aus. Für sie will er im Anschluß an LWOFF die Bezeichnung „Notogenese" einführen. Bei der Gastrulation läßt er nur das Entoderm der Acrania durch Invagination, dagegen das Entoderm der Cranioten durch Delamination gebildet werden.

Infolge seiner Einschränkung des Begriffes der Gastrulation, meint HUBRECHT, könne bei Sauropsiden und Säugetieren „nicht mehr von Urmund, Urmundlippen, Blastoporus u. s. w. geredet werden, an der Stelle, wo wir Rückenmark, Chorda und Somiten aus einem dorsalen Bezirk der Embryonalanlage entstehen sehen; dann habe der Begriff „Primitivstreifen" mit der Gastrulation nichts zu schaffen". Infolge dessen verwirft er auch die Vorstellung, daß die Rückenregion des embryonalen

Wirbeltieres durch den Schließungsprozeß eines Gastrula-Urmundes zu Stande komme (l. c. p. 81).

Wie aus der kurzen Darstellung hervorgeht, ist Hubrecht jetzt zu einer Betrachtungsweise geführt worden, welche von dem von mir vertretenen und von vielen Embryologen geteilten Standpunkt sehr abweicht. Ob seine Vorstellungen einfacher und einleuchtender sind, wie Hubrecht hofft, und ob die Tarsiusentwickelung, für welche die Materialbeschaffung schon so außerordentlich schwierig ist, ein geeigneter Boden für eine vollständige Umarbeitung der Keimblätterprobleme ist, wird die Zukunft lehren.

C. Der Mensch.

In die Keimblattbildung beim Menschen einen Einblick zu gewinnen, ist mit der größten Schwierigkeit verknüpft; denn es geschieht außerordentlich selten, daß menschliche Keime aus so früher Zeit, wo die Keimblätter sich bilden, in gut erhaltenem Zustand in die Hände des Embryologen geraten. Ueber einige wichtige Verhältnisse sind wir gleichwohl aufgeklärt worden durch die sorgfältige Untersuchung von menschlichen, etwa der 2. Woche angehörenden Embryonen, welche von Graf Spee, Mall, Kollmann, Eternod beschrieben worden sind.

Namentlich sind die Mitteilungen von Spee über eine menschliche Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neurentericus sehr lehrreich. Die Embryonalanlage (Fig. 625) ist vom weiten Dottersack nur wenig abgegrenzt, schuhsohlenartig, dorsalwärts von dem ziemlich dicht anliegenden Amnionsack ringsum eingeschlossen, am hinteren Ende durch einen kurzen Bauchstiel mit dem Chorion verbunden. Dicht vor dem Bauchstiel ist auf der Embryonalanlage eine kurze Primitivrinne und zwischen ihr und der Medullarfurche „ein ringförmiger Wulst nachzuweisen, der seiner Lage nach dem Hensenschen Knoten entspricht“ und ein dreieckig-rundliches, weites Loch, die dorsale Ausmündung des Canalis neurentericus, einschließt.

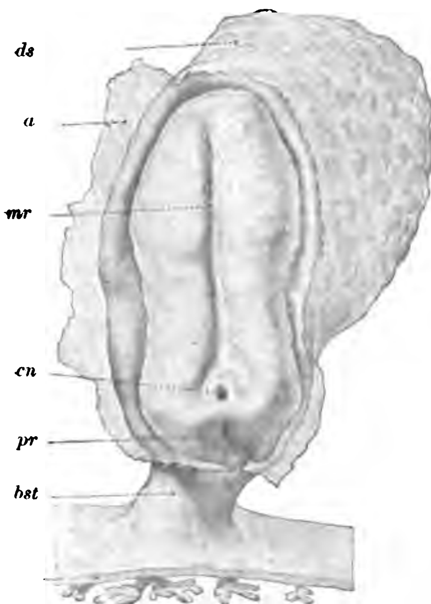


Fig. 625. Menschliche schuhsohlenartige Embryonalanlage mit Dottersack. Das Amnion geöffnet, Länge 2 mm. Dorsalansicht, nach Graf Spee. Aus Kollmann (A. L. II 1898, Fig. 33). *a* Amnion. *bst* Bauchstiel. *cn* äußere Mündung des Canalis neurentericus. *ds* Dottersack. *mr* Medullarrinne. *pr* Primitivstreifen.

Ueber die Beziehungen der einzelnen Teile zu einander giebt der Medianschnitt (Fig. 626) Auskunft; er lehrt namentlich, wie der besonders gut ausgeprägte neurenterische Kanal die Embryonalanlage fast senkrecht durchbohrt und so zwischen Amnionhöhle und Dottersack eine

weite Verbindung von 0,024 mm Durchmesser herstellt. „Kein Tierembryo“, bemerkt hierzu Graf SPEE, „hat mir von diesen Verhältnissen so klare Bilder geliefert, wie die vorliegende menschliche Keimscheibe“. Auf einer Querschnittserie wurde sein Lumen 4mal getroffen. An den Durchschnitten (Fig. 627) sieht man den Ektoblast, welcher im ganzen Bereich der Keimscheibe drei- bis vierschichtig ist, unter Beibehaltung seiner dicken Beschaffenheit ventralwärts umbiegen, die Wand des neurenterischen Kanals bilden, hierauf abermals umbiegen und ins innere Keimblatt übergehen, wobei die Zellenlage sich plötz-

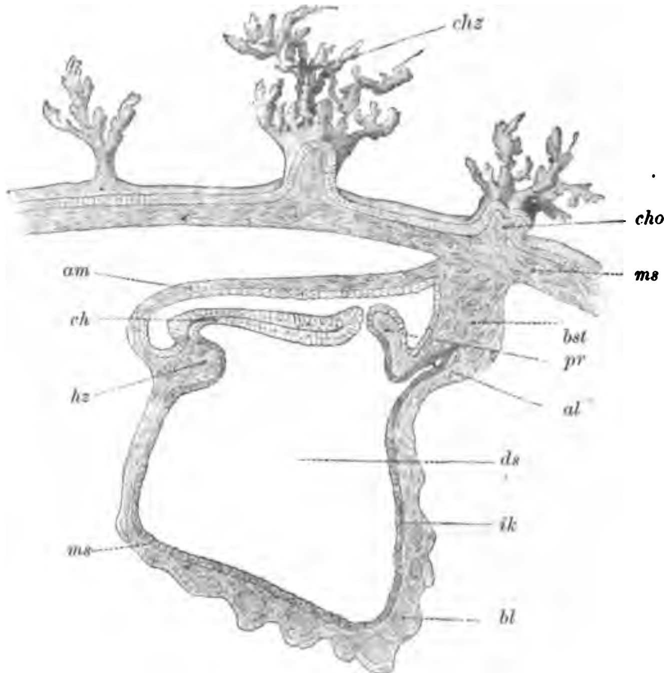


Fig. 626. Medianschnitt durch das menschliche Ei von Fig. 625, nach Graf SPEE. Aus KOLLMANN (A. L. II 1898, Fig. 36). *am* Amnion. *al* Allantoisgang im Bauchstiel. *ch* Chordaanlage. *cho* Chorion. *chz* Chorionzotten. *bst* Bauchstiel. *bl* Blutgefäße. *ds* Dottersack. *ik* Entoderm. *hz* Herzgegend. *ms* Mesoderm.

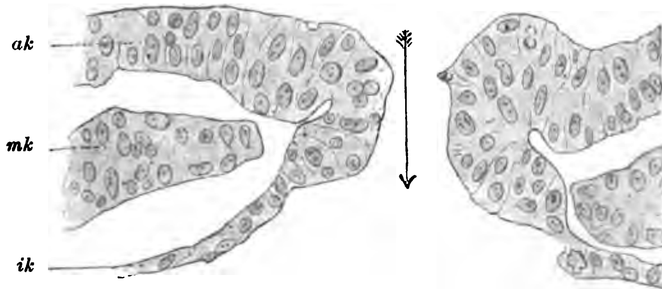


Fig. 627. Querschnitt durch den Canalis neurentericus des menschlichens Embryos von 2 mm, nach Graf SPEE. Aus KOLLMANN (A. L. II 1898, Fig. 50). *ak*, *ik*, *mk* äußeres, inneres, mittleres Keimblatt.

lich verdünnt und in ein einfaches, dünnes Plattenepithel umwandelt. Während so äußeres und inneres Keimblatt in ununterbrochener Oberflächenverbindung miteinander stehen, fehlt im seitlichen und vorderen Umfang des Canalis neurentericus jede Verbindung mit dem Mesoderm. Nach vorn geht das äußere Keimblatt durch Vermittelung des Canalis neurentericus in die Chordaanlage über. Dieselbe stellt einige Schnitte weiter kopfwärts von der Kanalwand eine einschichtige Platte kubischer bis cylindrischer Zellen dar und bleibt stets dicht an die untere Fläche der Medullarplatte angelagert. Seitlich von ihr ist das mittlere Keimblatt schon beiderseits abgetrennt.

Auf Schnitten durch das vordere Ende des Primitivstreifens, in welche sich die hintere Wand des neurenterischen Kanales fortsetzt, ändert sich der Zusammenhang der Keimblätter, insofern jetzt das äußere mit dem mittleren in direkte Verbindung tritt. Graf Spee hat hierüber ein Querschnittsbild (Fig. 628) veröffentlicht, welches der vom Kaninchen früher mitgeteilten Abbildung (Fig. 604) zum Verwechseln ähnlich ist. Man bemerkt eine tief einschneidende Primitivrinne und an der leicht kenntlichen seitlichen Urmundlippe (*ul*) den Umschlag des äußeren Keimblattes (*ak*) in das parietale Mittelblatt (*mk*¹). Von diesem ist das viscerale Mittelblatt eine Strecke weit gut gesondert: es geht unter der Primitivrinne in einen medianen Zellenstreifen über, mit welchem auch das innere Keimblatt eine Strecke weit verschmolzen ist. Der Zellenstreifen ist ferner noch „in der Medianlinie zu einem kleinen Wulst von dreieckigem Querschnitt angeschwollen, dessen Spitze sich zwischen den Ektodermlippen der Primitivrinne eingeschoben hat“ und somit seiner Lage nach einem Dotterpfropf zu vergleichen ist.

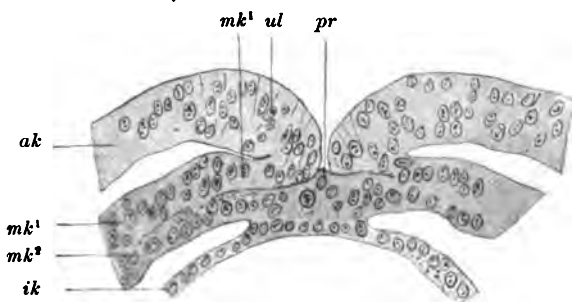


Fig. 628. Querschnitt durch die Primitivrinne eines menschlichen Keimes hinter dem Canalis neurentericus, nach Graf Spee. *ak*, *ik* äußeres, inneres Keimblatt. *mk*¹, *mk*² parietales, viscerales Mittelblatt. *pr* Primitivrinne. *ul* laterale Urmundlippe.

Aehnliche und etwas ältere Stadien menschlicher Embryonen hat in letzter Zeit auch Eternod beschrieben. Einer von ihnen entsprach fast Punkt für Punkt dem von Graf Spee untersuchten Embryo. — Der Bericht von Eternod lautet: „La face dorsale de l'embryon fait voir: les premiers rudiments d'un sillon médullaire, largement ouvert, surtout dans la région céphalique; une fourchette neurale; un blastopore, futur canal neurentérique, perforé, de part en part, mais notablement plus petit que celui signalé par F. Graf v. Spee dans son embyon Gle; une ligne primitive allongé, faisant suite, en arrière, au blastopore; enfin deux protubérances caudales saillantes.“ „Les trois feuillets blastodermiques primitifs sont partout nettement accusés et bien distincts les uns des autres, excepté au partour du blastopore où ils se fondent en une masse commune et indivise“ (A. L. III¹¹, 1898, p. 186).

An Schnitten durch diesen, sowie einen etwas älteren Embryo

mit 8 Ursegmenten hat ETERNOD am vorderen und hinteren Ende der Chordaanlage einen Chordakanal aufgefunden. Nach hinten geht er in den Canalis neurentericus über. Zwischen beiden Enden ist die Chordaanlage eine Platte und in das innere Keimblatt eingeschaltet.

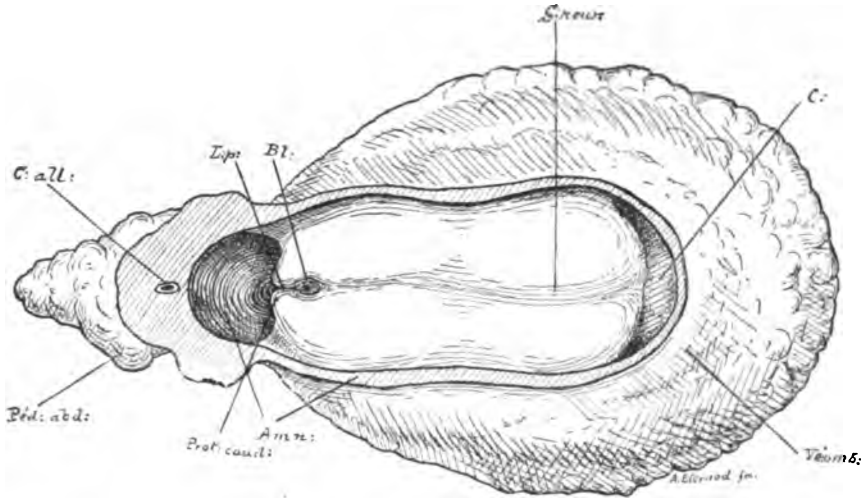


Fig. 629. Eine menschliche Embryonalanlage von 2,12 mm Länge, vom Rücken gesehen, nach Eröffnung des Amnion, nach ETERNOD (1899, Fig. 2).

Nach ETERNOD entsprechen die Verhältnisse beim Menschen den Befunden, welche LIEBERKÜHN, VAN BENEDEN, CARIUS etc. für verschiedene Säugetiere erhalten haben; nach seiner Annahme wird auch beim Menschen zuerst ein geschlossener Chordakanal angelegt, welcher sich durch Atrophie und Einreißen der Bodenplatte in den Dottersack öffnet. Dann wird seine Decke als Chordaanlage in das innere Keimblatt eingeschaltet. „Il y a positivement chez l'homme“, lautet das Endergebnis von ETERNOD, „à une certaine période de son développement, les vestiges de ce que on est convenu d'appeler un canal chordal ou archentérique; et celui-ci ne diffère pas, pour ses traits principaux, de ce qui est connu pour d'autres mammifères“ (A. L. III[11], 1899, p. 142).

Litteraturübersicht zu Kapitel III (L. K. III).

1) Schriften über die Keimblätter im allgemeinen (**L. K. III** [1]). L. K. III 1

Außer den schon A. L. II aufgeführten Lehrbüchern und A. L. I citierten Schriften von HAECKEL 1874, 1875, HIS 1865, 1874, RAY LANKESTER 1873, 1877 sind noch aufzuführen:

Allman. *On the anatomy and physiology of Cordylophora. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CXLIII.* ***1853.***

Assaky, G. *Origine des feuillets blastodermiques chez les vertébrés. Paris* ***1886.***

Balfour, F. M. *Comp. of the early stages in development of vertebrates. London* ***1875.***

— *On the structure and homologies of the germinal layers of the embryo. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XX.* ***1880.***

— *Larval forms: their nature, origin and affinities. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XX.* ***1880*.***

Bellonci, G. *Blastoporo e linea primitiva dei Vertebrati. Atti R. Acad. Lincei. Transunti. Vol. VIII.*

— *Blastoporo e linea primitiva dei Vertebrati. Atti R. Accad. Lincei. Ser 3. Mem. Vol. XIX.* ***1884.***

Born, G. *Erste Entwickelungsvorgänge. Anat. Hefte. Ergebnisse. Bd. I.* **1891**. *Bd. II.* **1892**.

Braem, F. *Was ist ein Keimblatt? Biol. Centralbl.* **1895**.

Bütschli, O. *Zur Entwickelungsgeschichte der Sagitta. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXIII.* **1873**.

— *Bemerkungen zur Gastraeatheorie. Morph. Jahrb. Bd. IX.* **1883**.

Cholodkowsky, N. *Ueber einige Formen des Blastoporus bei meroblastischen Eiern. Zool. Anz.* **1891**.

Clarke, J. L. *Researches on the development of the spinal chord in man, mammalia and birds. Phil. Trans. Vol. CLXII.* **1862**.

Claus, C. *Die Typenlehre und Haeckels sogenannte Gastraeatheorie. Wien* **1874**.

v. Davidoff, M. *Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. 2. Abschnitt. Allgemeine Entwickelungsgeschichte der Keimblätter. Mitt. Z. Stat. Neapel. Bd. IX.* **1891**.

— *Die Urmundtheorie etc. Anat. Anz. Bd. VIII. p. 397.* **1893**.

Duval, M. *La signification morphologique de la ligne primitive. L'Homme, journal des sciences anthropologiques.* **1885**. *(No. 15 et 16.)*

v. Ebner, V. *Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Wien. akad. Anz.* **1888**; *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien.* **1889**.

Ehlers, E, *Nebendarm und Chorda dorsalis. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen* **1885**.

Ehrlich, F. *Ueber den peripheren Teil der Urwirbel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.* **1876**.

Eismond. *Ueber die Anlage der Urkeimblätter. Ber. über die Thätigkeit d. Zool. Laborat. in Warschau.* **1892**.

Fellner. *Zur Lehre von der Entwickelung der Kloake. Wien* **1875**.

Garbowski. *Zur Analyse des Keimblattbegriffes. Verh. k. k. zool.-bot. Ges. zu Wien. Bd. XLVII.* **1897**.

Gegenbaur, C. *Ueber die Entwickelung der Sagitta. Abhandl. d. Naturf. Gesellsch. in Halle.* **1856**.

Goette, A. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. I. Keim des Forelleneies. Arch. mikr. Anat. Bd. IX.* **1873**.

— *II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei. Ebenda. Bd. X.* **1874**.

— *III. Ueber die Entwickelung des Centralnervensystems der Teleostier. IV. Ueber die Sinnesplatte der Teleostier. V. Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule bei Teleostiern und Amphibien. Ebenda. Bd. XV.* **1878**.

Haeckel, E. *Nachträge zur Gastraeatheorie. Jen. Zeitschr. Bd. XI.* **1877**.

— *Ursprung und Entwickelung der tierischen Gewebe. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII.* **1884**.

Hatschek, B. *Ueber den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. zu Göttingen.* **1893**. *Leipzig.* **1894**.

Heider, K. *Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Centralbl. Jahrg. IV.* **1897**.

Hertwig, Oscar. *Die Chätognathen. Ihre Anatomie, Systematik und Entwickelungsgeschichte. Jena* **1880**.

— *Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr. Bd. XV u. XVI.* **1882** *u.* **1883**.

— *Urmund und Spina bifida. Eine vergleichend-morphologische, teratologische Studie an mißgebildeten Froscheiern. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* **1892**

— *Strittige Punkte aus der Keimblattlehre der Wirbeltiere. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. 2. Mai.* **1901**.

— *Die Rolle des Urmundes bei dem Aufbau des Wirbeltierkörpers. Verh. d. V. intern. zool. Congr. zu Berlin.* **1901***. *Jena* **1902**. *p. 423.*

Hertwig, Oscar u. Richard. *Studien zur Blättertheorie. Jena* **1879—1881**.

— — *Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes Jen. Zeitschrift f. Naturw. B. XV.* **1881**.

His, W. *Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwickelungsgeschichtlicher Arbeiten. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1882**.

— *Zur Frage der Längenverwachsung von Wirbeltierembryonen. Verh. d. Anat. Ges.* **1891**.

— *Ueber mechanische Grundvorgänge tierischer Formenbildung. Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1894**.

— *Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Abh. Kgl. sächs. Akad. Wiss. Math.-phys. Kl. Bd. XXVI.* **1900**.

Hoffmann, C. K. *Ueber die Entwickelungsgeschichte der Chorda dorsalis. Festschr. f. Henle.* **1882**.

Houssay, F. *Sur la théorie des feuillets et le parablaste. C. R. hebdomad. de l'Acad. des scien. T. CXIV.* **1892**.

— *Études d'embryologie sur les vertébrés. Arch. de zool. expér. et génér.* **1893**.

Huxley, Th. H. *On the anatomy and the affinities of the family of the Medusae. Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. CXXXIX. 1849.*
— *On the classification of the animal kingdom. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XV. 1875.*
— *The anatomy of invertebrated animals. 1897.*
Kaczander. *Ueber die Beziehungen des Medullarrohres zu dem Primitivstreifen. Wien. med. Jahrb. 1886; Mitt. embr. Inst. Wien. Bd. I. 1887.*
Keibel, F. *Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere. Ergebnisse d. Anat. und Entwickelungsgesch. von Merkel u. Bonnet. Bd. X. 1900. Wiesbaden 1901.*
Klaatsch, H. *Zur Frage nach der morphologischen Bedeutung der Hypochorda. Morph. Jahrb. Bd. XXV. 1897.*
— *Ueber den jetzigen Stand der Keimblattfrage mit Rücksicht auf die Pathologie. Münch. med. Wochenschr. Jahrg. XLVI. 1899.*
Kleinenberg, N. *Die Entstehung des Annalids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.*
v. Koelliker, A. *Ueber die Nichtexistenz eines embryonalen Bindegewebskeims (Parablast). Sitz.-Ber. Phys.-med. Ges. Würzburg. 1884.*
— *Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL. 1884.*
— *Kollmann's Akroblast. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1885.*
Kollmann, J. *Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanzen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1884.*
— *Der Mesoblast und die Entwickelung der Gewebe bei den Wirbeltieren. Biol. Centralbl. Bd. III. 1884.*
— *Gemeinsame Entwickelungsbahnen der Wirbeltiere. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1885.*
— *Ueber Spina bifida und Canalis neurentericus. Verhdl. Anat. Ges. zu Göttingen. 1893.*
— *Die Geschichte des Primitivstreifens bei den Meroblastiern. Verh. Nat. Ges. Basel. 1886 u. Tagebl. 58. Vers. Deutsch. Naturf. u. Aerzte. 1886.*
Kopsch, Fr. *Bildung und Bedeutung des Canalis neurentericus. I. Amphibien, Selachier, Knochenfische. Sitz.-Ber. naturforsch. Freunde zu Berlin. 1896 u. 1897.*
— *Gemeinsame Entwickelungsformen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Verhdl. d. Anat. Ges. Kiel 1898.*
Kowalevsky. *Entwickelungsgeschichte der Sagitta. Mém. Acad. des scien. de St. Pétersbourg. Sér. 7. T. XVI. 1871.*
Kupffer, C. *Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbeltiere. Zool. Anz. Jahrg. II. 1879.*
— *Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. 1882 u. 1884.*
— *Ueber den Canalis neurentericus der Wirbeltiere. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. III. 1887.*
Lwoff, B. *Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren. Bull. Soc. Natural. Moscou. T. VIII. 1894.*
— *Ueber die Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren. Biol. Centralbl. Bd. XIII u. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. XI. 1893.*
Marchand. *Ueber die Beziehung der pathologischen Anatomie zur Entwickelungsgeschichte, besonders der Keimblattlehre. Verhdl. d. Deutsch. path. Ges. zu München. 1899.*
Metschnikoff. *Studien über die Entwickelung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. Acad. des scienc. de St. Pétersbourg. Sér. 7. T. XIV. 1869.*
— *Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seetiere. Zeitschr. wissensch. Zool. Bd. XX. 1870.*
— *Studien über die Entwickelung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. wissensch. Zool. Bd. XXIV. 1874.*
Minot, Sedgwick. *On the recent investigations of embryologists on the formation of the germinal layers and the phenomena of impregnation among animals. Proc. Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XIX. 1877.*
— *The concrescence theory of the vertebrate embryo. Amer. Nat. Vol. XXIV. 1889 u. 1890.*
— *The embryological basis of pathology. Science. N. S. Vol. XIII. 1901.*
Mitrophanow. *Ueber den Gastrulationsvorgang bei den Amnioten. Verh. d. Anat. Ges. 1898.*
— *Bildung der Keimblätter bei Vertebraten. (Russ.) Sitz.-Ber. biol. Sekt. Naturf. Ges. Warschau. 1891.*
Mitsukuri, K. *On the paired origin of the mesoblast in vertebrata. Anat. Anz. Bd. VI. 1891.*
Perényi, J. *Die Entstehung des Mesoderms. Mathem. u. naturw. Berichte aus Ungarn. Bd. VIII. 1891.*

Rabl, C. *Ueber die Bildung des Mesoderms. Anat. Anz. Bd. III.* ***1888.*** *— Ueber die Differenzierung des Mesoderms. Anat. Anz. Bd. III.* ***1888.***
— Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XV. ***1889*** *u. Bd. XIX.* ***1892.*** *Auch als Separatschrift erschienen, Engelmann.* ***1892*.***
— Vorwort zum ersten Bande der Theorie des Mesoderms. Leipzig ***1896.***

Rauber, A. *Primitivstreifen und Neurula der Wirbeltiere in normaler und pathologischer Beziehung. Leipzig* ***1877.***
— Die Gastrula der Wirbeltiere und die Allantois. Zool. Anz. III. Jahrg. ***1880.***

Remak, R. *Ueber die genetische Bedeutung des oberen Keimblattes im Ei der Wirbeltiere. Müllers Archiv.* ***1849*** *u.* ***1851.***

Reptachoff, W. *Bemerkungen über die Keimblätter der Wirbeltiere. Zool. Anz.* ***1883.***
— Zur Morphologie des Primitivstreifens. Zool. Anz. ***1883*.***
— Ueber die Gastrulation der Wirbeltiere nebst Bemerkungen über die Homologie der Keimblätter der Metazoen. (Russ.) Mém. Soc. nat. Nouv. Russie. ***1892.***

Robin, C. *Mémoire sur l'évolution de la notochorde. Paris* ***1868.***

Romiti, G. *Contribuzione allo studio dello sviluppo dei foglietti embrionali. Rev. clin. Bologna.* ***1873.***
— Sur l' origine du mesoderme et ses rapports avec le vitellus. Arch. ital. biol. T. II. ***1882.***
— De l' extrémité antérieure de la corde dorsale et de son rapport avec la poche hypophysaire ou de Rathke chez l' embryon du poulet. Arch. ital. biol. ***1886.***

Ryder, J. A. *The archistome theory. Amer. Naturalist. Vol. XIX.* ***1885.***

Saint-Remy. *Recherches sur l'extrémité antérieure de la corde dorsale chez les amniotes. Arch. biol. T. XIV.* ***1895.***
— Les idées actuelles sur la valeur morphologique des feuillets germinatifs. Revue générale des sciences pures et appliquées. Paris ***1901.***

Samassa, P. *Ueber die Bildung der primären Keimblätter bei Wirbeltieren. Verh. d. Deutsch. zool. Ges. in Straßburg.* ***1895.***
— Studien über den Einfluß des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II. ***1895****; Bd. III.* ***1896****; Bd. VII.* ***1898.***

Schauinsland, H. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. Zoologica. Heft 39. Stuttgart* ***1903.***

Schenk, S. L. *Die Keimblattlehre. Allg. Wien. med. Wochenschr.* ***1878.***

Schmidt, V. *Das Schwanzende der Chorda dorsalis bei den Wirbeltieren. Anat Hefte. Abt. I. Bd. II.* ***1893.***

Schwarz, D. *Untersuchungen über das Schwanzende bei den Embryonen der Wirbeltiere. Diss. Straßburg* ***1889.*** *Auch erschienen in Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLVIII.*

Selenka. *Ueber die Gastrulation der Knochenfische und der Amnioten. Anat. Anz.* ***1886.*** *Auch Tagebl. 59 Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte.* ***1886.***

Vetter. *Die Cölomtheorie und die Entstehung des mittleren Keimblattes. Kosmos* ***1883.***

Virchow, H. *Dotterzellen und Dotterfurchung bei Wirbeltieren. Verh. Anat. Ges.* ***1892.***
— Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LIII. Suppl. ***1892.***
— Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat. Bd. XL. ***1892.***
— Dottersyncytium, Keimhautrand und Beziehungen zur Konkrescenzlehre. Erg. Anat. u. Entw. Bd. VI. ***1897.***

Waldeyer, W. *Archiblast und Parablast. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII.* ***1883.***
— Die neueren Forschungen im Gebiet der Keimblattlehre. Deutsch. med. Wochenschr. ***1885.***

Wenkebach, K. F. *De beteekenis van het parablast. Donders-Feestbundel van het Ned. Tijdschrift voor Geneeskunde.* ***1888.***

Wijhe, J. W. *Ueber den vorderen Neuroporus und die phylogenetische Funktion des Canalis neurentericus der Wirbeltiere. Zool. Anz.* ***1884.***

Will, L. *Die neuesten Arbeiten über die Keimblattbildung der Amnioten. Zool. C. Jahrg. I.* ***1894/1895.***
— Ueber die Urmundtheorie und ihre Anwendung auf die amnioten Wirbeltiere. Arb. d. Ver. d. Freunde f. Naturgesch. in Mecklenburg. Jahrg. XLIV. ***1896.***

Wolff, W. *Die beiden Keimblätter und der Mittelkeim. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVIII.* ***1886.***

Ziegler, E. *Ueber das Verhalten der Kerne im Dotter der meroblastischen Wirbeltiere. Ber. Nat. Ges. Freiburg. Bd. VIII.* ***1894.***
— Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verh. d. Deutsch. zool. Ges. ***1898.***
— Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena ***1902.***

2. Schriften über die Keimblätter von **Amphioxus** (L. K. III[2]). L. K. III[2]

Außer der schon in A. L. III[1] aufgeführten Litteratur sind zu nennen:

Burchard, Eugen. *Beiträge zur Kenntnis des Amphioxus lanceolatus nebst einem ausführlichen Verzeichnis der bisher über Amphioxus verzeichneten Arbeiten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXIV. N. F. Bd. XXVII.* ***1900.***

Eismond, Jos. *Zur Ontogenie des Amphioxus lanceolatus. Biol. Centralbl. Bd. XIV.* ***1894.***

Garbowski, Tad. *Amphioxus als Grundlage der Mesodermtheorie. Anat. Anz. Bd. XIV.* ***1898.***

Hatschek, B. *Mitteilungen über Amphioxus. Zool. Anz. Bd. VII. p. 517.* ***1884.***

— *Ueber den Schichtenbau von Amphioxus. Anat. Anz. Bd. III. p. 662.* ***1888.***

Klaatsch, H. *Die Intercellularstrukturen an der Keimblase des Amphioxus. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.* ***1898.***

— *Bemerkungen über die Gastrula des Amphioxus. Morph. Jahrb. Bd. XXV.* ***1897.***

Kopsch, Fr. *Bildung und Bedeutung des Canalis neurentericus. II. Amphioxus. Tunicaten. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin.* ***1897.***

Lwoff, B. *Ueber Bau und Entwickelung der Chorda von Amphioxus. Mitt. d. Zool. Stat. zu Neapel. Bd. IX.* ***1891.***

— *Ueber einige wichtige Punkte in der Entwickelung des Amphioxus. Biol. Centralbl. Bd. XII.* ***1892.***

— *Ueber den Zusammenhang von Markrohr und Chorda beim Amphioxus und ähnliche Verhältnisse bei Anneliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVI.* ***1893.***

Morgan, T. H. *The number of cells in larvae from isolated blastomeres of Amphioxus. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. III.* ***1896.***

— *and* ***Hazen, Annah Putnam.*** *The gastrulation of Amphioxus. Journ. of Morph. Vol. XVI.* ***1900.***

Mac Bride, E. W. *Note on the formation of the germinal layers in Amphioxus. Pp. of the Cambridge Phil. Soc. Vol. IX.* ***1896.***

— *The early development of Amphioxus. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XL.* ***1898.***

— *Further remarks on the development of Amphioxus. Ebenda. N. S. Vol. XLIII.* ***1900.***

Retzius, G. *Das hintere Ende des Rückenmarks und sein Verhältnis zur Chorda bei Amphioxus. Biol. Untersuch. Bd. VII.* ***1895.***

— *Zur Kenntnis des centralen Nervensystems von Amphioxus lanceolatus. Ebenda. N. F. Bd. II.* ***1890.***

Samassa, P. *Ueber Furchung und Keimblätterbildung bei Amphioxus. Verh. Deutsch. zool. Ges.* ***1898.***

Sobotta. *Beobachtungen über den Gastrulationsvorgang beim Amphioxus. Verh. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg. N. F. Bd. XXXI.* ***1897.***

Willey, Arthur. *Amphioxus and the ancestry of the Vertebrates.* ***1894.***

Wilson, Ed. B. *On multiple and partial development in Amphioxus. Anat. Anz. Jahrg. VII.* ***1892.***

— *Amphioxus and the mosaictheory of development. Journ. of Morph. Vol. VIII.* ***1893.***

3. Schriften über die Keimblätter der **Cyclostomen** (L. K. III[3]). L. K. III[3]

Außer der schon in A. L. III[2] aufgeführten Litteratur sind zu nennen:

Calberla. *Zur Entwickelung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. III.* ***1877.***

Hatta, S. *On the formation of germinal layers in Petromyzon. Journ. of Coll. of Sc. of the Imp. Univ. in Tokyo. Vol. V.* ***1892.***

— *On the relation of the metameric segmentation of mesoblast in Petromyzon to that in Amphioxus and the higher craniota. Annotat. Zool. Japonenses. Vol. V.* ***1901.***

Scott, W. B. *The embryology of Petromyzon. Amer. Journ. of Morph. Vol. I.* ***1887.***

Shipley, A. E. *On the formation of the mesoblast and the persistance of the blastopore in the lamprey (Petromyzon Planeri). Proc. R. Soc. London. Vol. XXXIX.* ***1885.***

4. Schriften über die Keimblätter der **Amphibien** (L. K. III[4]). L. K. III[4]

Außer der schon in A. L. III[7] p. 79 und L. K. III[1] aufgeführten Litteratur sind zu nennen:

Adler, W. *Die Entwickelung der äußeren Körperform und des Mesoderms bei Bufo vulgaris. Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVIII.* ***1901.***

Assheton, Rich. *On the growth in length of the frog embryo. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXXVII.* ***1895.***
— *On the phenomena of the fusion of epiblastic layers in the rabbit and in the frog. Ebenda. Vol. XXXVII.* ***1895*.***
— *Notes on the ciliation of the ectoderm of the amphibian embryo. Ebenda. Vol. XXXVIII.* ***1896.***
v. Baer, K. E. *Die Metamorphose des Eies der Batrachier. Müller's Arch. f. Anat. u. Phys.* ***1834.***
Van Bambeke, Ch. *Recherches sur le développement du Pélobate brun. Mém. couronnés et des sav. étrangers. T. XXXIV.* ***1870.***
— *Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Arch. de biol. T. I.* ***1880.***
— *Formation des feuillets embryonnaires et de la notocorde chez les urodèles. Bull. de l'Acad. Roy. de Belg. Sér. 2. T. L.* ***1880.***
— *Le sillon médian ou raphé gastrulaire du Triton alpestre. Ebenda. Sér. 3. T. XXV.* ***1893;*** *Arch. de biol. T. XIII.* ***1895.***
Barfurth, D. *Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Anat. Hefte. Bd. III.* ***1893.***
— *Ueber organbildende Keimbezirke des Amphibieneies. Ebenda.* ***1893.***
Benecke, B. *Ueber die Entwickelung des Erdsalamanders. Zool. Anz. Bd. III.* ***1880.***
Bertacchini, P. *Morfogenesi e teratogenesi negli Anfibi anuri. I. serie: Blastoporo e doccia midollare. II. serie: Blastoporo e organi assili dorsali dell' embrione. Ricerche sperimentali. Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVI.* ***1899 u.*** *Bd. XVII.* ***1900.***
Born, G. *Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. Bd. VIII.* ***1893.***
— *Neue Kompressionsversuche an Froscheiern. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. Mai* ***1894.***
Brachet, A. *Recherches sur l'ontogenèse des Amphibiens urodèles et anoures (Siredon piscif. — Rana temp.). Arch. de biol. T. XIX. Liége* ***1902.***
Brauer, Aug. *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. X.* ***1897*** *u. Bd. XII.* ***1899.***
Braus, H. *Rückenrinne und Rückennaht der Tritongastrula. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIX. N. F. Bd. XXII.* ***1895.*** *u. Anat. Anz. Bd. XX.* ***1901.***
Budgett, J. S. *Notes on the batrachians of the Paraguayan chaco, with observations upon their breeding habits and development espacially with regard to Phyllomedusa hypochondrialis. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XLII.* ***1899.***
Chiarugi, G. *Produzione sperimentale di duplicità embrionali in uova di Salamandrina perspicillata. Monit. Zool. Ital. Anno IX.* ***1898.***
Durham, H. E. *Note of the presence of a neurenteric canal in Rana. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXVI.* ***1886.***
v. Erlanger, R. *Ueber den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Bd. IV.* ***1891.***
— *Zur Blastoporusfrage bei den anuren Amphibien. Anat. Anz. Jahrg. VI.* ***1891*.***
Eycleshymer, A. C. *The early development of Amblystoma with observations on some other Vertebrates. Journ. of Morph. Vol. X.* ***1895.***
— *The localisation of the basis of the Amphibian embryo. Ebenda. Vol. XIV.* ***1898.***
— *The formation of the embryo of Necturus with remarks on the theory of concrescence. Anat. Anz. Bd. XXI.* ***1902.***
Goette, A. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. V. Ueber die Entwickelung der Wirbelsaite bei Teleostiern und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. p. 180—196. Taf. X.* ***1878.***
Golubew. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Batrachier. (Das Ei von Bufo cinereus zur Zeit der Entwickelung der Rusconi'schen Höhle.) Unters. a. d. Inst. f. Phys. u. Hist. in Graz.* ***1870.***
Greenough, H. S. *Sur les homologies des premiers stades suivant la segmentation chez les batraciens. Bull. Soc. zool. de France. Année XVII.* ***1892.***
Grönroos, Hj. *Die Gastrula und die primitive Darmhöhle des Erdsalamanders (Salam. mac.). Anat. Anz. Bd. XIV.* ***1898.***
— *Die Ausbreitung des Ektoderms über die untere Eihälfte bei Salamandra maculata. Verh. d. Anat. Ges.* ***1898*.***
Gurwitsch, A. *Ueber die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwickelung. Versuche am Frosch- und Krötenei. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. III.* ***1896.***
Héron-Royer. *Rana fusca et Rana agilis et des principaux caractères qui les différencient de la période embryonnaire et branchiale. Bull. Soc. zool. de France. T. XI.* ***1886.***

Hertwig, O. *Urmund und Spina bifida. Eine vergleichend morphologisch-teratologische Studie an mißgebildeten Froscheiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* **1892.**

— *Experimentelle Erzeugung tierischer Mißbildungen. Festschr. f. C. Gegenbaur.* **1896.**

— *Ueber eine neue Vorrichtung zum Photographieren der Ober- und Unterseite wagerecht liegender kleiner Objekte und über eine mit Hilfe derselben angestellte Untersuchung von einzelnen Stadien aus der Entwickelung des Froscheies. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Heft XXII.* **1902.**

Hinkley, Mary H. *The development of the tree-toad (Hyla versicolor). American Naturalist. Vol. XVI.*

Houssay. *Études d'embryologie sur les vertébrés. L'axolotl. 1) Mécanique de la segmentation. Gastrula. Mésoblaste et chorde dorsale. 2) Origine et développement du système nerveux périphérique. 3) Morphologie de la tête. Arch. zool. expér. Sér. 2. T. VIII.* **1890.**

— *et* **Bataillon.** *Formation de la gastrula, du mésoblaste et de la chorde dorsale chez l'Axolotl. Compt. rend. T. CVII.* **1888.**

— — *Segmentation de l'œuf et sort du blastopore chez l'axolotl. C. R. Acad. sc. Paris. T. CVII.* **1888*.**

Ishikawa. *Zur Entwickelungsgeschichte von Cryptobranchus japonicus. Togo Gakuge-Zashi.* **1900.**

Johnson, A. *On the fate of the blastopore and the presence of a primitive streak in the newt. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXIV.* **1884.**

— *and* **Sheldon, L.** *Notes on the development of the newt. Ebenda. N. S. Vol. XXVI.* **1886.**

Jordan, E. O. *The habits and development of the newt (Diemyctylus). Journ. of Morph. Vol. VIII.* **1893.**

King, Helen Dean. *Experimental studies on the formation of the embryo of bufo lentiginosus. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII.* **1901.** *Auch erschienen in Bryn Mawr College Monographs. Vol. I.* **1902.**

Kopsch. *Ueber die Zellbewegungen während des Gastrulationsprozesses an den Eiern vom Axolotl und vom braunen Grasfrosch. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin.* **1895.**

— *Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl und beim Froschei. Verh. d. Anat. Ges. in Basel.* **1895*.**

— *Ueber das Verhältnis der embryonalen Achsen zu den 3 ersten Furchungsebenen beim Frosch etc. Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVII.* **1900.**

Kupffer, C. *Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbeltiere. Zool. Anz. Bd. II.* **1879.**

Lampert, K. *Zur Genese der Chorda dorsalis beim Axolotl. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Societät zu Erlangen.* **1883.**

Moquin, Tandon. *Recherches sur les premiers phases du développement des Batraciens anoures. Annal. d. Sc. nat. Zool. Sér. 6. T. III.* **1876.**

Morgan, T. H. *The formation of the embryo of the frog. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894.**

— *On the Amphibian blastopore. Johns Hopkins Univ. Circul.* **1889** *und Studies from the Biol. Lab. Baltimore. Vol. IV.* **1890.**

— *and* **Tsuda.** *The orientation of the frog's egg. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXV.* **1894.**

Moszkowski, Max. *Zur Frage des Urmundschlusses bei Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LX.* **1902.**

— *Ueber den Einfluß der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung der bilateralen Symmetrie des Froscheies. Ebenda.* **1902*.**

Newport, G. *Researches on the impregnation of the Amphibia and on the early stages of development of the embryo. Phil. Trans.* **1850—1854.**

Perényi, J. *Die Entstehung des Mesoderms. Math. u. naturw. Berichte a. Ungarn. Bd. VIII.* **1891.**

— *Die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda in neuer Beleuchtung. Anat. Anz. Bd. IV. p. 587.* **1889.**

— *Blastoporus bei den Fröschen. Ber. d. Akad. d. Wiss. zu Budapest. Bd. V.*

Robinson *and* **Assheton, R.** *The formation and fate of the primitive streak with observations on the archenteron and germinal layers of Rana temporaria. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXXII.* **1891.**

Roethig, P. *Ueber die Rückenrinne beim Ei des Triton taeniatus. Anat. Anz. Bd. XIX.* **1901.**

Romiti. *Zur Entwickelung von Bufo cinereus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII.* **1873.**

Rossi, Umberto. *Sulla formazione e sul destino del blastoporo negli Anfibi urodeli. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. V.* **1897.**

Roux, W. *Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipzig* **1883.**

Roux, W. *Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryos. Zeitschr. f. Biol. Bd. XXI.* **1885.**
— *O. Schultze. Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches. Biol. Centralbl. Bd. VII.* **1887.**
— *Zur Frage der Achsenbestimmung des Embryo im Froschei. Ebenda.* **1888.**
— *Ueber die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei. Verh. d. Anat. Ges.* **1888*** *u. Anat. Anz. Bd. III.* **1888.**
— *Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Leipzig* **1895.**
— *Berichtigungen zu einigen Aufsätzen von O. Schultze. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. IX u. X.* **1900.**
— *Bemerkungen über die Achsenbestimmung des Froschembryo und die Gastrulation des Froscheies. Arch. f. Entw.-Mech. d. Org. Bd. XIV.* **1902.**
Sakujiro, Ikeda. *Contributions to the embryology of Amphibia. The mode of blastopore closure and the position of the embryonic body. Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. Tokyo. Vol. XVII.* **1902.**
Schanz, Fr. *Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXI.* **1887.**
Schultze, O. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Batrachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII.* **1884.**
— *Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches. Festschr. f. A. Kölliker. Leipzig* **1887.**
— *Ueber Achsenbestimmung des Froscheies. Biol. Centralbl. Bd. VII.* **1887.**
— *Die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVII.* **1888.**
— *Ueber die Entwickelung der Medullarplatte des Froscheies. Verh. d. Phys.-med. Ges. in Würzburg. N. F. Bd. XXIII.* **1889.**
— *Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwickelung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV.* **1900.**
— *Ueber die Notwendigkeit der freien Entwickelung des Embryo. Ebenda.* **1900*.**
Schwink, F. *Ueber die Gastrula bei Amphibieneiern. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Phys. München. Bd. III.* **1887** *u. Biol. Centralbl. Bd. VIII.* **1888.**
— *Ueber die Entwickelung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien. München* **1889.**
Scott, W. B., *and* **Osborn, H. F.** *On some points in the early development of the common newt. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XIX.* **1879.**
Sidebotham, H. *Note on the fate of the blastopore in Rana temp. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXIX.* **1889.**
Solger, B. *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Cöloms und des Cölomepithels der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. X.* **1885.**
Spencer, W. B. *On the fate of the blastopore in Rana temp. Zool. Anz. Jahrg. VIII.* **1885.**
— *Some notes on the early development of the Rana temp. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXV. Suppl.* **1885.**
Thon, K. *Ueber die Bionomie und Entwickelungsgeschichte des Laubfrosches (Hyla arboren). Verh. d. V. intern. zool. Congr. z. Berlin* **1901.** *Jena* **1902.** *p. 660.*
Wiedersheim, R. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Salamandra atra. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI.* **1890.**
Wilson, H. V. *Formation of the blastopore in the frog egg. Anat. Anz. Bd. XVIII.* **1900.**
— *Closure of blastopore in the normally placed frog egg. Ebenda. Bd. XX.* **1902.**
Ziegler, Fr. *Zur Kenntnis der Oberflächenbilder der Rana-Embryonen. Anat. Anz. Jahrg. VII.* **1892.**

L. K. III 4a

4a. Schriften über die Keimblätter der **Dipneusten** und **Ganoiden** (L. K. III 4a).

Außer den schon in A. L. III 5 u. 6 aufgeführten Schriften sind noch zu nennen:

Budgett, J. S. *On the breeding habits of some West-African fishes with an account of the external features in development of Protopterus annectens etc. Trans. Zool. Soc. London. Vol. XVI.* **1901.**
Kerr, J. Graham. *The development of Lepidosiren paradoxa. With a note upon the corresponding stages in the development of Protopterus annectens. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XLV.* **1902.**
Semon, Richard. *Die „ektodermale Mediannaht" des Ceratodus. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XI.* **1901.**

5. Schriften über die Keimblätter der **Selachier** (L. K. III 5). L. K. III5

Außer den schon in A. L. III³ aufgeführten Schriften sind noch zu nennen:

Beard, J. *The yolk-sac, yolk and merocytes in Scyllium and Lepidosteus. Anat. Anz. Bd. XII.* ***1896.***

Eismond, O. P. *Ueber die Entwickelung des Periblasts bei Selachiern. Arb. a. d. Zool. Lab. d. Warschauer Univ. Bd. XVIII.* ***1898.***

Emmert. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Selachier etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI u. Diss. Würzburg.* ***1900.***

Haswell, W. A. *On the development of Heterodontus (Cestracion) Philippi. Proc. Linn. Soc. N.-S.-Wales. Vol. XXII.* ***1897.***

His, Wilh. *Ueber die Bildung der Haifischembryonen. Zeitschr. f. Anat. u. Entw. Bd. II.* ***1877.***

— *Rückenfurche und Primitivrinne an der Kopfanlage von Selachiern etc. Verh. d. Anat. Ges. in Strafsburg.* ***1894.***

— *Sonderung und Charakteristik der Entwickelungsstufen junger Selachierembryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1894*.***

— *Ueber die Verwachsung von Selachierkeimen, besonders über die Untersuchung von Urmund und Primitivstreifen. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. in Wien.* ***1894†.***

— *Ueber den Keimhof oder Periblast der Selachier. Eine histogenetische Studie. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1897.***

Hoffmann, C. K. *Contributions à l'histoire du développement des Plagiostomes. Arch. Néerlandaises. T. XVI.* ***1881.***

— *Sur l'origine de feuillet blastodermique moyen chez les poissons cartilagineux. Ibid. T. XVIII.* ***1883.***

Kastschenko, N. *Zur Frage über die Herkunft der Dotterkerne im Selachierei. Anat. Anz. Bd. III. p. 253.* ***1888.***

— *Aus welchem Teil des Blastoderms bildet sich der embryonale Körper der Selachier? Tagebl. d. Zool. Sekt. d. Ges. d. Liebhaber d. Natur. in Moskau. Bd. II.* ***1895.*** *(Russ.).*

Kollmann. *Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanzen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1884.***

Kopsch, Fr. *Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scylliumembryonen. Verh. d. Anat. Ges. 12. Vers.* ***1898.***

Locy, A. W. *The formation of the medullary groove and some other features of embryonic development in the elasmobranchs. Journ. of Morph. Boston. Vol. VIII.* ***1893.***

Mitrophanow, P. *Étude embryogénique sur les sélaciens. A. d. Zool. expér. et gén. Sér. 3. T. I.* ***1893.***

Perényi, J. *Entwickelung der Chorda dorsalis bei Torpedo marmorata. Ber. d. Akad. d. Wiss. zu Budapest. Bd. IV u. V.* ***1887.***

Perugia, A. *Note sullo sviluppo dell' Acanthias vulg. Boll. d. Soc. Adr. di sc. nat. in Trieste. Vol. V.* ***1879.***

Rückert, J. *Zur Keimblattbildung bei Selachiern. Ein Beitrag zur Lehre vom Parablast. Sitz.-Ber. Ges. Morph. u. Phys. München.* ***1885.***

— *Ueber die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anz. Jahrg. II.* ***1887.***

— *Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Ebenda. Jahrg. IV.* ***1889.***

— *Die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier. Festschr. z. 70. Geburtstage v. C. v. Kupffer.* ***1899.***

Schultz, Alex. *Zur Entwickelungsgeschichte des Selachiereies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.* ***1875.***

— *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Knorpelfische. Ebenda. Bd. XIII.* ***1877.***

Sedgwick, Adam. *Notes on elasmobranch development. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXXIII.* ***1892.***

Swaen, A. *Étude sur le développement des feuillets et des premiers ilots sanguins dans le blastoderme de la torpille. Bull. Acad. méd. Belg. Sér. 3. T. IX.* ***1885.***

— *Études sur le développement de la torpille (Torpedo ocellata). Arch. de biol. T. VII.* ***1887.***

Virchow, H. *Ueber die Schwanzbildung bei Selachiern. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. No. 6.* ***1895.***

— *Ueber Dottersacknaht und primären Kreislauf bei Scyllium. Ebenda.* ***1897.***

— *Ueber Unterschiede im Syncytium der Selachier nach Ort, Zeit und Genus. Ebenda.* ***1897*.***

— *Ueber Oberflächenbilder von Selachierkeimen und Mesodermursprungszone. Verh. d. Anat. Ges. zu Kiel.* ***1898.***

Ziegler, H. E., und Ziegler, Fr. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* **1892.**

L. K. III6 6. Schriften über die Keimblätter der **Knochenfische** (L. K. III[6]).

Außer der schon in A. L. III[4] aufgeführten Litteratur sind noch zu nennen:

Bataillon, Eugène. *Le blastoderme et la parablaste chez les poissons osseux. Association française pour l'avancement des sciences. C. R.* **1900.**

Berent, Waclaw. *Zur Kenntnis des Parablasts und der Keimblätterdifferenzierung im Ei der Knochenfische. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXX. N. F. Bd. XXIII.* **1896.**

Boeke. *On the development of the entoderm, of Kupffer's vesicle of the mesoderm of the head and of the infundibulum in Muraenoïds. Koninklijke Akad. van Wetensch. te Amsterdam.* **1902.**

Boyer, E. R. *The mesoderm in Teleosts. Bull. of the Museum of comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXIII.* **1892.**

Brook, George. *The formation of the germinal layers in Teleostei. Trans. Roy. Soc. Edinb. Vol. XXXIII.* **1886.**

— *On the origin of the hypoblast in pelagic Teleostean ova. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXV.* **1885.**

Corning, H. K. *Merocyten und Umwachsungsrand bei Teleostiern. Festschr. f. C. Gegenbaur. Bd. II.* **1896.**

— *Ueber die Stellung der Merocyten zum Umwachsungsrand beim Lachs. Verh. d. Anat. Ges.* **1896*.**

Cunningham, J. T. *The significance of Kupffer's vesicle, with remarks on other questions of Vertebrate morphology. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXV.* **1885.**

— *On the relations of the yolk to the gastrula in Teleosteans and in other Vertebrate types. Ibid. N. S. Vol. XXVI.* **1886.**

— *On some disputed points in Teleostean embryology. Ann. and Mag. of Nat. hist. Ser. 6. Vol. VII.* **1891.**

Dean. *Gastrulation of Teleosts. Science. N. S. Vol. III.* **1896.**

Fusari. *Sur les premières phases de développement des Téléosteens. Arch. ital. de biol. T. XVIII.* **1893.**

— *Sulle prime fasi di sviluppo dei Teleostei. Atti Accad. Lincei Mem. Vol. VII.* **1891.**

Gensch, H. *Das sekundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische. Diss. Königsberg* **1882.**

Goette, Alex. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. 1. Der Keim des Forelleneies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX.* **1873.**

— *Ueber die Entwickelung des Centralnervensystems der Teleostier. Ebenda. Bd. XV.* **1878.**

Goronowitsch. *Studien über die Entwickelung des Medullarstranges bei Knochenfischen nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter und der Chorda bei Salmoniden. Morph. Jahrb. Bd. X.* **1885.**

Gregory, E. *Die Kupffer'sche Blase bei der Forelle. Festschr. z. 70. Geburtstag v. K. v. Kupffer. Jena* **1899.**

Henneguy, L. F. *Sur la ligne primitive des poissons osseux. Zool. Anz.* **1885.**

— *Sur le mode d'accroissement de l'embryon des poissons osseux. Compt. rend. T. CIV.* **1887.**

— *Recherches sur le développement des poissons osseux. Embryogénie de la truite. Journ. de l'anat. et phys. Année XXIV. p. 413.* **1888.**

His, W. *Untersuchungen über das Ei und die Entwickelung bei Knochenfischen. Leipzig, Vogel,* **1873.**

— *Untersuchungen über die Entwickelung von Knochenfischen, besonders über diejenige des Salmens. Zeitschr. f. Anat. u. Entw. Bd. I.* **1876.**

— *Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo. Ebenda.* **1878.**

— *Ueber Zellen- und Syncytienbildung am Salmonidenkeim. Abh. K. sächs. Ges. Wiss. Math.-phys. Kl. Bd. XXIV.* **1898.**

Hoffmann, C. K. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Verh. Akad. Wetensch. Amsterdam. Vol. XXI.* **1881** *u. Vol. XXIII.* **1883.**

— *Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII.* **1884.**

— *Ueber den Ursprung und die Bedeutung der sogenannten freien Kerne in dem Nahrungsdotter bei den Knochenfischen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVI.* **1888.**

Jablonowski, J. *Ueber einige Vorgänge in der Entwickelung des Salmonidenembryos etc. Anat. Anz. Bd. XIV. p. 532.* **1898.**

— *Ueber die Bildung des Medullarstranges beim Hecht. Abhandl. u. Ber. d. zool. u. anthrop.-ethnogr. Mus. zu Dresden. Festschr. No. 8.* **1899.**

Klein. *Researches on the first stages of the development of the common trout. Monthly micr. Journ.* ***1872.***
— *Observations on the early development of the common trout. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XVI.* ***1876.***
Koehler, R., et Bataillon, E. *Recherches sur l'extension du blastoderme et l'orientation de l'embryon dans l'œuf des Téléostéens. Compt. rend. T. CXVII.* ***1893.***
Kopsch, Fr. *Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden. Verh. d. Anat. Ges. p. 113.* ***1896.***
— *Die Organisation der Hemididymi und Anadidymi der Knochenfische und ihre Bedeutung für die Theorieen über Bildung und Wachstum des Knochenfischembryos. Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVI.* ***1899.***
— *Homologie und phylogenetische Bedeutung der Kupffer'schen Blase. Anat. Anz. Bd. XVII.* ***1900.***
— *Die Entstehung des Dottersackentoblasts und die Furchung bei Belone acus. Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVIII.* ***1901.***
— *Art, Ort und Zeit der Entstehung des Dottersackentoblastes bei verschiedenen Knochenfischarten. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XX.* ***1902.***
v. Kowalewski, M. *Die Gastrulation und die sogenannte Allantois bei den Teleostiern. Sitz.-Ber. Phys.-med. Soc. Erlangen.* ***1886.***
— *Ueber die ersten Entwickelungsprozesse der Knochenfische. Zeitschr. f. Zool. Bd. XLIII.* ***1886*.***
List, J. H. *Zur Herkunft des Periblasts bei den Knochenfischen. Biolog. Centralbl. Bd. VII.* ***1888.***
Morgan, T. H. *The formation of the fish embryo. Journ. of Morph. Vol. X.* ***1895.***
— *Regeneration in Teleosts. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. X.* ***1900.***
Oellacher. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXII.* ***1872*** *u. Bd. XXIII.* ***1873.***
— *Terata mesodidyma von Salmo Salv. nebst Bemerkungen über einige andere an Fischen beobachtete Doppelmißbildungen. Sitz.-Ber. d. k. k. Akad. zu Wien. Abt. I. Bd. LXVIII.* ***1873.***
Owsjannikow. *Ueber die ersten Vorgänge der Entwickelung in den Eiern des Coregonus lavaretus. Bull. de l'Acad. des scienc. de St. Pétersb. T. XIX.* ***1874.***
Raffaele, Fed. *Osservazioni sul foglietto epidermico superficiale degli embrioni dei Pesci ossei. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII.* ***1895.***
— *Osservazioni intorno al sincizio perilecitico delle uova dei Teleostei. Boll. Soc. Natur. Napoli. Vol. XII.* ***1899.***
Rauber, A. *Ueber Doppelmißbildungen bei Wirbeltieren. Arch. path. Anat. Bd. LXXI.* ***1877.***
— *Die Theorieen der excessiven Monstra. Ebenda. Bd. LXXIII.* ***1878*** *u. Bd. LXXIV.* ***1878.***
— *Giebt es Stockbildungen bei den Vertebraten? Morph. Jahrb. Bd. V.* ***1879.***
— *Formbildung und Formstörung in der Entwickelung von Wirbeltieren. Ebenda. Bd. V,* ***1879*** *u. Bd. VI.* ***1880.***
Reinhard, W. *Entwickelung der Keimblätter, der Chorda und des Mitteldarms bei den Cyprinoiden. Zool. Anz. Jahrg. XI.* ***1888.***
— *Die Bedeutung des Periblasts und der Kupffer'schen Blase in der Entwickelung der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII.* ***1898.***
Rieneck. *Ueber die Schichtung des Forellenkeimes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. V.* ***1869.***
Ryder, J. A. *On the formation of the embryonic axis of the Teleostean embryo by the concrescence of the rim of the blastoderm. American Naturalist. Vol. XIX.* ***1885.***
— *On the position of the yolk blastopore as determined by the size of the vitellus. Ibid. Vol. XIX.* ***1885*.***
Schapringer. *Ueber die Bildung des Medullarrohres bei den Knochenfischen. Sitz.-Ber. d. K. Akad. Wien. Bd. LXIV.* ***1872.***
Sobotta, Joh. *Zur Entwickelung von Belone acus. Verh. d. Anat. Ges.* ***1896.***
— *Die morphologische Bedeutung der Kupffer'schen Blase. Ein Beitrag zur Gastrulation der Teleostier. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. XXXII.* ***1898.***
Sumner, Francis Bertody. *Kupffer's vesicle and its relation to gastrulation and concrescence. Mem. New York Acad. of Sc. Vol. II. P. 2.* ***1900.***
— *The Teleost gastrula and its modifications. Science. N. S. Vol. XI.* ***1900*.***
Virchow, H. *Ueber das Dottersyncytium und den Keimhautrand der Salmoniden. Verh. d. Anat. Ges. in Straßburg.* ***1894.***
— *Ueber den Keimhautrand der Salmoniden. Verh. d. Anat. Ges. Basel.* ***1895.***
Wallace, Louise. *The germ ring in the egg of the toad-fish (Batrachus Tau). Journ. of Morph. Vol. XV.* ***1898.***

Wilson, Henry V. *The embryology of the sea-bass (Serranus atrarius). Bulletin of the Unit. Stat. fish Commission. Vol. IX.* ***1891.***

Ziegler, H. E. *Ueber Gastrulation der Teleostier. Anat. Anz.* ***1887*** *u. Biol. Centralbl. Bd. VII.* ***1887.***

— *Die embryonale Entwickelung von Salmo salar. Inaug.-Diss. Freiburg* ***1882.***

— *Die Entstehung des Periblasts bei den Knochenfischen. Anat. Anz. Bd. XII.* ***1896.***

L. K. III[7] 7. Schriften über die Keimblätter der **Reptilien** (L. K. III[7]).

Außer der schon in A. L. III[8], p. 80 aufgeführten Litteratur sind noch zu nennen:

Balfour. *On the early development of the Lacertilia, together with some observations on the nature and relations of the primitive streak. Quart. Journ. of microsc. Science. Vol. XIX. No. 5.* ***1879.***

Ballowitz, E. *Ein Kapitel aus der Entwickelungsgeschichte der Schlangen. Die Schicksale des Urmundes bei der Kreuzotter und der Ringelnatter. Verh. d. Anat. Ges.* ***1901.***

— *Die Gastrulation der Ringelnatter bis zum Auftreten der Falterform der Embryonalanlage. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX.* ***1901*.***

— *Ueber Epithelabstoßung am Urmund. Deutsche med. Wochenschr. Bd. XXVII.* ***1901†.***

Corning, H., K. *Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm. Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXXVI.* ***1890.***

Davenport, G., G. *The primitive streak and notochordal chanal in chelonia. Radcliffe college Monograph No. 8. Boston* ***1896.***

Davidoff, M. von *Ueber praeoralen Darm und die Entwickelung der Praemandibularhöhle bei den Reptilien (Platydactylus und Lacerta). Festschr. Kupffer. Jena* ***1899.***

Gerhardt. *Die Keimblattbildung bei Tropidonotus natrix. Mit einem Vorwort von Oscar Hertwig. Anat. Anz. Bd. XX.* ***1901.***

Janošik, J. *Quelques remarques sur le developpement de Lacerta agilis. Bibliogr. Anat. J. 6. Paris* ***1898.***

Junglow, H. *Ueber einige Entwickelungsvorgänge bei Reptilien-Embryonen. Anat. Hefte (Merkel u. Bonnet) Bd. II.* ***1892.***

Krautstrunk, Tillmann. *Beiträge zur Entwickelung der Keimblätter von Lacerta agilis. Anat. Hefte. Bd. XVIII.* ***1902.***

Kupffer, C. *Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1882*** *u.* ***1884.***

Kupffer und **Benecke.** *Die ersten Entwickelungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg* ***1878.***

Mehnert, E. *Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. Morph. Arb. Bd. I.* ***1891.***

— *Zur Frage nach dem Urdarmdurchbruche bei Reptilien. Anat. Anz. Bd. XI.* ***1895.***

— *Eine Erwiderung nach 2 Jahren. Ebenda.* ***1895*.***

Mitsukuri, K. *Further studies on the formation of the germinal layers in Chelonia. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. V. Tokyo* ***1891.***

— *On the paired origin of the mesoblast in vertebrata. Anat. Anz. Bd. VI.* ***1891*.***

— *Preliminary note on the process of gastrulation in Chelonia. Ebenda. Bd. VIII.* ***1893.***

— *On mesoblast formation in Gecko. Ebenda.* ***1893*.***

— *On the process of gastrulation in Chelonia. (Contributions to the embryology of Reptilia. IV.) Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. VI.* ***1893.*** *Tokyo* ***1894.***

— *On the fate of the blastopore, the relations of the primitive streak and the formation of the posterior end of the embryo in Chelonia together with remarks on the nature of meroblastic Ova in Vertebrates. Ebenda. Vol. X. P. I. Tokyo* ***1896.***

— *Experimental study of mesoblastic vertebrate eggs. Anat. Anz. Bd. XI. p. 406.* ***1896.***

Mitsukuri, K. and **Ishikawa, C.** *On the formation of the germinal layers in Chelonia. Journ. of the Coll. Sc. Imp. Univ. Japan. Vol. I. Tokyo* ***1886.*** *Auch erschienen im Quart. Journ. micr. sc. Vol. XXVII.* ***1886.***

Ostroumoff, A. *Ueber den Blastoporus und den Schwanzdarm bei Eidechsen und Selachiern. Zool. Anz. Jahrg. 12.* ***1889.***

Ravn, Ed. *Bemerkungen über die mesodermfreie Zone in der Keimscheibe der Eidechsen. Anat. Anz. Bd. IV. p. 155.* ***1889.***

Strahl, H. *Ueber den Primitivstreifen der Eidechse. Sitz.-Ber. Ges. Beförd. Naturw. Marburg* ***1881.***

— *Ueber die Entwickelung des Canalis myelo-entericus und der Allantois der Eidechse. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt.* ***1881.***

— *Beiträge zur Entwickelung von Lacerta agilis. Ebenda.* ***1882.***

— *Beiträge zur Entwickelung der Reptilien. Ebenda.* ***1883.***

Strahl, H. *Ueber Canalis neurentericus und Allantois bei Lacerta viridis. Ebenda.* **1883***.
— *Ueber frühe Entwickelungsstadien von Lacerta agilis. Zool. Anz.* **1883**†.
— *Ueber Wachstumsvorgänge an Embryonen von Lacerta agilis. Abh. d. Senckenberg. naturf. Ges.* **1884**.
— *Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechse. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV.* **1886**.
— *Zur Kenntnis der Reptilienentwickelung. Ergebn. d. Anat. u. Entw. Bd. IV.* **1894**.
Virchow, H. *Das Dotterorgan der Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL.* **1892**.
Voeltzkow, A. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. II. Die Bildung der Keimblätter von Podocnemis madagascariensis Grand. IV. Keimblätter, Dottersack und erste Anlage des Blutes und der Gefäße bei Crocodilus madagascariensis. Abh. d. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. XXVI.* **1901**.
Weldon, W., F., R. *Note on the early development of Lacerta muralis. Quart. Journ. Mikr. sc. Vol. XXIII.* **1883**. *Auch abgedruckt in Studies from the Morphol. laborat. in the University of Cambridge. Vol. II.* **1884**.
Wenkebach, K., F. *Der Gastrulationsprozeſs bei Lacerta agilis. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891**.
Will, L. *Zur Entwickelungsgeschichte des Geckos. Biol. Centralbl. Bd. X.* **1890**.
— *Zur Kenntnis der Schildkrötengastrula. Ebenda.* **1892**.
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. 1) Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (Platydactylus facet). Zool. Jahrb. Bd. VI.* **1893**.
— *Die Anlage der Keimblätter bei der menorquinischen Sumpfschildkröte (Cistudo lutaria). Ebenda.* **1893***.
— *Zur Frage nach der Entstehung des gastralen Mesoderms bei Reptilien. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893**†.
— *Ueber die Gastrulation von Cistudo und Chelonia. Ebenda.* **1893**‡.
— *Ergebnisse einer Untersuchung des Gastrulationsprozesses der Eidechse (Lacerta). Sitz.-Ber. d. Kgl. Preuſs. Akad. d. Wiss. Berlin* **1895**.
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien. 3) Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse (Lacerta). Zool. Jahrb. Bd. IX.* **1895***.
— *Ueber die Verhältnisse des Urdarms und des Canalis neurentericus bei der Ringelnatter (Tropidon. natrix). Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Math.-phys. Cl.* **1898** *und Biol. Centralbl. Bd. XIX.* **1899**.

8. Schriften über die Keimblätter der **Vögel** (L. K. III[8]). L. K. III[8]

Außer der schon in A. L. III[9], p. 91 aufgeführten Litteratur sind noch zu nennen:

Abraham, K. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Wellensittichs. Anat. Hefte. Bd. XVII.* **1901**.
Assheton. *An experimental examination into the growth of the blastoderm of the chick. Proceed. of the Royal Soc. Vol. LX.* **1896**.
Balfour. *The development and growth of the layers of the blastoderm. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XIII.* **1873**. *Auch Stud. from the Physiol. Lab. Cambridge* **1873**.
— *On the disappearance of the primitive groove in the embryo of the chick. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XIII.* **1873**. *Auch stud. from the Physiol. Lab. Cambridge.* **1873**.
— *and* **Deighton.** *A renewed study of the germinal layers of the chick. Quart. Journ. mircr. Sc. N. S. Vol. XXII.* **1882**.
Banchi, U. *Le anomalie della linea primitiva negli embrioni di pollo. Monit. zool. ital. Vol. VIII.* **1897**.
Barfurth. *Versuche über die parthenogenetische Furchung des Hühnereies. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II.* **1895**.
Blanc, L. *Note sur l'influence de la lumière sur l'orientation de l'embryon dans l'œuf de poule. C. R. Soc. biol. Paris. T. IV.* **1892**.
Budge, A. *Ueber ein Kanalsystem im Mesoderm von Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Entw. Anat. Abt.* **1880**.
Cadiat, *Sur l'époque de formation du cloaque chez l'embryon du poulet. C. R. Acad. sc.* **1878**.
Dansky *u.* **Kostenitsch.** *Ueber die Entwickelungsgeschichte der Keimblätter und des Wolff'schen Ganges im Hühnerei. Mém. del'Acad. Imp. des scien. St. Pétersbourg. Sér. 7 T. XXVII.* **1880**.
Dexler. *The somites and coelome in the chick. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891**.
Disse. *Die Entwickelung des mittleren Keimblattes im Hühnerei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV.* **1878**.
Drasch. *Die Bildung der Somatopleura und der Gefäße beim Hühnchen. Anat. Anz. Bd. IX.* **1894**.

Dursy, Emil. *Der Primitivstreif des Hühnchens. 3 Taf. Lahr* **1867.**
— *Messungen an Hühnerembryonen und Bildungsabweichungen des Schwanzendes des Primitivstreifens. Zeitschr. ration. Mediz.* **1867.**
Duval, Mathias. *La segmentation et la formation du blastoderme. Blastula et gastrula. Ann. Gynécol. obstétr. T. XLVI.*
— *Études sur la ligne de l'embryon du poulet. Ann. d. scienc. nat. Sér. 6. Zool. T. VII.* **1878.**
— *De la formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau. Ann. d. scienc. nat. Sér. 6. Zool. T. XVIII.* **1884.**
Eismond. *Ueber den Canalis neurentericus bei den Vögeln. Sitz.-Ber. der biol. Sektion d. Warsch. Ges. d. Naturf.* **1891.**
— *Beitrag zur Gastrulation beim Hühnchen. Ber. d. biol. Sektion d. Warsch. Naturf.-Ges.* **1891.** *(Russ.).*
— *Ueber Gastrulation bei Vögeln. Arb. zool. Labor. Warschau.* **1894.** *(Russ.)*
Fasola, G. *De quelques anomalies de la ligne primitive dans le poulet. Arch. ital. de biol. T. XIII.* **1890.**
— *Di alcune anomalie della linea primitiva nel pollo. Arch. sc. med. Torino. Vol. XIII.* **1890.**
Fol, H. *Recherches sur le développement des protovertèbres chez l'embryon du poulet. Arch. d. scienc. phys. et nat. Genève. T. II.* **1884.**
Gasser. *Beiträge zur Entwickelung der Allantois, der Müllerschen Gänge und des Afters. Habilitationsschrift. Frankfurt a. M.* **1874.**
— *Ueber den Primitivstreifen bei Vogelembryonen. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg.* **1877.**
— *Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen (Huhn u. Gans). Schriften d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg. Bd. XI. Suppl.-Heft 1.* **1879.**
— *Die Entstehung der Kloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1880.**
— *Beiträge zur Kenntnis der Vogelkeimscheibe. Arch. f. Anat. u. Entw. Anat. Abt.* **1882.**
— *Der Parablast und der Keimwall der Vogelkeimscheibe. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg.* **1883.**
— *Eierstocksei und Eileiterei des Vogels. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg.* **1884.**
Gerlach, Leo. *Ueber die entodermale Entstehungsweise der Chorda dorsalis. Biol. Centralbl. Jahrg. 1.* **1881.**
Goette, A. *Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Centralbl. f. med. Wiss.* **1869.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. X.* **1874.**
Haswell. *Observations on the early stages in the development of the Emu (Dromaeus). Proceed. Linn. Soc. New South Wales. Vol. II. p. 579.* **1887.**
His, W. *Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. Arch. Anat. u. Entw. Bd. I.* **1876.**
— *Neue Untersuchung über die Bildung des Hühnerembryo. Arch. f. Anat. u. Entw. Anat. Abt.* **1877.**
Hoffmann, C. K. *Die Bildung des Mesoderms, der Anlage der Chorda dorsalis und die Entwickelung des Canalis neurentericus bei Vogelembryonen. Veröffentl. d. Kgl. Akad. d. Wiss. zu Amsterdam.* **1883.**
Jablonowski, Jos. *Beiträge zur Beurteilung des Primitivstreifens des Vogeleies. Inaug.-Diss. Berlin* **1897.**
Janošik, J. *Beitrag zur Kenntnis des Keimwulstes bei Vögeln. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-phys. Kl. Bd. LXXXIV.* **1881.**
Kaestner, S. *Ueber die Unterbrechung der Bebrütung von Hühnereiern als Methode zur Erzeugung von Mißbildungen. Verh. der Anat. Ges.* **1896.**
Kidd, P. *On some points in the early development of the hen's egg. Quart. Journ. of micr. Soc. Vol. XVII.* **1877.**
Kionka, H. *Die Furchung des Hühnereies. Anat. Hefte. Bd. III.* **1894.**
Klein. *Das mittlere Keimblatt in seinen Beziehungen zur Entwickelung der ersten Blutgefäße und Blutkörperchen im Hühnerembryo. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Kl. Bd. LXIII.* **1871.**
Koller, C. *Beiträge zur Kenntnis des Hühnerkeims im Beginne der Bebrütung. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. d. Wiss. Bd. LXXX. Abt. III.* **1879.**
— *Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX.* **1882.**
Kölliker. *Zur Entwickelung der Keimblätter im Hühnerei. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. VIII.* **1875.**
Kollmann, J. *Ueber Spina bifida und Canalis neurentericus. Verh. d. Anat. Ges. auf der 7. Versamml. in Göttingen.* **1893.**

Kopsch, Fr. *Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scyllium-Embryonen. Verh. d. anat. Ges. in Kiel.* ***1898.***
— *Ueber die Bedeutung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo und über die ihm homologen Teile bei den Embryonen der niederen Wirbeltiere. Intern. Wochenschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XIX.* ***1902.*** *Desgl. in Verh. d. V. intern. Zoologenkongr. Berlin* ***1902.***
Kupffer, C. *Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbeltiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. 2. Vögel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.* ***1882.***
Lavdowsky, M., u. Tischutkin, N. *Von den Beziehungen der Dotterelemente zu den Keimblattzellen. Biol. Centralbl. Bd. XIX.* ***1899.***
Mitrophanow, P. J. *Ueber die Anfangsentwickelung der Strauße. Arb. zool. Lab. Warschau.* ***1892.***
— *Teratogenetische Studien. I. (Mißbildungen der Keimscheibe des Hühnchens.) Arch. f. Entw.-Mech. Bd. I.* ***1895.***
— *Ueber ein frühes Entwickelungsstadium des Straußes. Bibliogr. anat.* ***1897.***
— *Teratogene Studien. II. Experimental-Beobachtungen über die erste Anlage der Primitivrinne der Vögel. Arch. f. Entw.-Mech. d. Organismen. Bd. VI.* ***1898.***
— *Ueber den Gastrulationsvorgang bei den Amnioten. Verh. d. Anat. Ges. zu Kiel.* ***1898*.***
— *Beobachtungen über die erste Entwickelung der Vögel. Anat. Hefte. Bd. XII.* ***1899.***
— *Notes embryologiques et tératogéniques. Compt. rend. de l'Association des anat. Sess. 1. Paris* ***1899*.***
— *Beiträge zur Entwickelung der Wasservögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXI.* ***1902.***
— *Ueber die erste Entwickelung der Krähe. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXIX.* ***1901.***
Nassonow, N. *Sur l'embryologie de l'autruche d'Afrique (Struthio camelus). Travaux du laboratoire zoologique à l'université de Varsovie. (Russ.)* ***1894/95.***
— *Ueber die Bildung des Canalis neurentericus beim Strauße. Zool. Anz. Jahrg. XVIII.* ***1895.***
Nicolas, A. *Sur la crête et la gouttière hypochordales des embryons d'oiseaux. C. R. Assoc. Anat. Sess. 1. Paris* ***1899.***
Nowack, Kurt. *Neue Untersuchungen über die Bildung der beiden primären Keimblätter und die Entstehung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo. Inaug.-Diss. Berlin* ***1902.***
Oellacher. *Untersuchungen über die Furchung und Blätterbildung im Hühnerei. Studien aus d. Inst. f. experim. Pathol. Wien. Bd. I.* ***1869.***
— *Die Veränderung des unbefruchteten Keimes des Hühnereies im Eileiter und bei Bebrütungsversuchen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXII.* ***1872.***
Peebles, Florence. *Some experiments on the chick. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VII.* ***1898.***
Peremeschko. *Ueber die Bildung der Keimblätter im Hühnerei. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. d. Wiss. Math.-nat. Kl. Bd. LVII.* ***1868.***
Rabaud, E. *Sur le parablaste de l'entoderme vitellin du blastoderme de la poule. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. CXXIX.* ***1899.***
Rauber, A. *Ueber die embryonale Anlage des Hühnchens. Centralbl. f. d. med. Wiss. Bd. XII.* ***1875.***
— *Beiträge zur Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren. Sitz.-Ber. d. Naturf. Ges. zu Leipzig.* ***1875*.***
— *Ueber die erste Entwickelung der Vögel und die Bedeutung der Primitivrinne. Sitz.-Ber. der Naturf. Ges. Leipzig.* ***1876.***
— *Stellung des Hühnchens im Entwickelungsplan. Leipzig* ***1876.***
— *Primitivrinne und Urmund. Morph. Jahrb. Bd. II.* ***1876.***
— *Primitivstreifen und Neurula der Wirbeltiere. Leipzig* ***1877.***
— *Die Lage der Keimpforte. Zool. Anz. Jahrg. II.* ***1879.***
— *Noch ein Blastoporus. Zool. Anz.* ***1883.***
Ravn, E. *Ueber die mesodermfreie Stelle in der Keimscheibe des Hühnerembryos. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1886.***
Rex, Hugo. *Ueber das Mesoderm des Vorderkopfes der Ente. Arch. mikr. Anat. Bd. L.* ***1897.***
Romiti, G. *De l'éxtrémité antérieur de la corde dorsale et de son rapport avec la poche hypophysaire ou de Rathke chez l'embryon du poulet. Arch. ital. de biol. T. VII.* ***1886.***
Samassa, Paul. *Ueber einen Primitivstreifen in der Area opaca. Diss. München* ***1890.***
Schauinsland. *Erneute Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge am Vogelei. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Aerzte zu Bremen.* ***1891.***
— *Zur Entwickelung des Pinguins. Verh. deutsch. Naturf. u. Aerzte zu Bremen.* ***1891*.***
— *Beiträge zur Biologie und Entwickelung der Hatteria nebst Bemerkungen über die Entwickelung der Sauropsiden. Anat. Anz. Bd. XV.* ***1899.***
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. Zoologica. Bd. XVI.* ***1903.*** *Auch in Verh. d. V. intern. Congr. z. Berlin* ***1901.*** *Jena* ***1902.***

Stricker. *Beiträge zur Kenntnis des Hühnereies. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. z. Wien. Bd. LIV. II. Abt.* ***1866.***
Virchow, H. *Beobachtungen am Hühnerei über das dritte Keimblatt im Bereich des Dottersackes. Arch. f. path. Anat. Bd. LXII.* ***1876.***
— *Ueber das Epithel des Dottersackes im Hühnerei. Inaug.-Diss. Berlin* ***1875.***
— *Der Dottersack des Huhns. Internat. Beiträge zur wiss. Med. Bd. I.* ***1891.***
Waldeyer. *Bemerkungen über die Keimblätter und den Primitivstreifen bei der Entwickelung des Hühnerembryos. Zeitschr. f. rat. Med. III. Reihe. Bd. XXXIV. p. 159.* ***1869.***
Whitman, C. O. *A rare form of the blastoderm of the chick and its bearing on the question of the formation of the vertebrate embryo. Quart. Journ. microsc. Sc. Vol. XXIII.* ***1883.***
Wilson, H. V. *Primitive streak and blastopore of the bird embryo. Journ. of the Elisha Mitchell scient. Soc.* ***1893*** *u.* ***1894.***
Wolff, W. *Ueber die Keimblätter des Huhnes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI.* ***1882.***
Zumstein, J. J. *Ueber das Mesoderm der Vogelkeimscheibe. Diss. Bern* ***1887.***

L. K. III[9]

8. Schriften über die Keimblätter der Säugetiere (L. K. III[9]).

Außer der schon in A. L. III[10] aufgeführten Litteratur sind zu nennen:

Assheton, R. *A reinvestigation into the early stages of the development of the rabbit. Quart. Journ. mikr. Sc. Vol. XXXVII.* ***1895.***
— *On the phenomenon of the fusion of the epiblastic layers in the rabbit and in the frog. Ebenda. Bd. XXXVII.* ***1895*.***
— *The primitive streak in the rabbit etc. Ebenda. Bd. XXXVII.* ***1895†.***
— *The development of the pig during the first ten days. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLI.* ***1899.***
— *An account of a blastodermic vesicle of the sheep on the seventh day with twin germinal areas. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XXXII.* ***1898*.***
— *The segmentation of the ovum of the sheep, etc. Quart. Journ. micr. Vol. XLI.* ***1899†.***
Van Beneden, E. *Sur la maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères, d'après des recherches faites chez le lapin. Bull. de l'Acad. d. scienc. de Belgique.* ***1875.***
— *Recherches sur l'embryologie des Mammifères. La formation des feuillets chez le lapin. Arch. de biol. Vol. I.* ***1880.***
— *Erste Entwickelungsstadien von Säugetieren. Tagebl. d. 59. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte z. Berlin.* ***1886*** *u. Zool. Anz. Jahrg. IX.* ***1886.***
— *Untersuchungen über die Blätterbildung, den Chordakanal und die Gastrulation bei Säugetieren. Anat. Anz. Bd. III. p. 709.* ***1888.***
— *Sur la présence chez l'homme d'un canal archentérique. Ebenda. Bd. XV.* ***1899.***
— *Réponse à la réclamation de M. Rauber. Ebenda. Bd. XVI.* ***1899*.***
— *Recherches sur les premiers stades du développement du murin (Vespertilio murinus). Ebenda. Bd. XVI. p. 305.* ***1899†.***
Biehringer, J. *Ueber die Umkehrung der Keimblätter bei der Scheermaus (Arvicola). Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1888.***
— *Ueber die Umkehrung der Keimblätter bei den Nagetieren. Biol. Centralbl. Bd. X.* ***1891.***
Bonnet, R. *Ueber die Entwickelung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern und über die Bildung der Primitivrinne und des Primitivstreifens bei den Embryonen der Säugetiere. Anat. Anz. Jahrg. III.* ***1888.***
— *Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anat. Hefte. Bd. IX.* ***1897.*** *Fortsetzung ebenda. Bd. XVI. od. Heft 51.* ***1901.***
Braun, M. *Ueber den Schwanz bei Säugetierembryonen. Dtsch. Zeitschr. f. Tiermed. Bd. IX.* ***1883.***
— *Entwickelungsvorgänge am Schwanzende bei einigen Säugetieren mit Berücksichtigung beim Menschen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1882.***
Carius, F. *Ueber die Ausbildung des hinteren Körperendes bei Cavia. Sitzungsber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Nat. z. Marburg.* ***1888.***
— *Ueber die Entwickelung der Chorda und der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen. Diss. Marburg.* ***1888*.***
— *Ueber den Kopffortsatz des Kaninchens. Sitzungsber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Nat. Marburg.* ***1888†.***
Cristiani. *L'inversion des feuillets blastodermiques chez le rat albinos. Arch. d. Phys. Paris. Année 24.* ***1892.***
Duval, M. *Études sur l'embryologie des Chéiroptères. Journ. de l'anat. et de la phys. Année XXXI.* ***1895*** *et Année XXXII.* ***1896.***

Duval, M. *Études sur l'embryologie des Chéiroptères. L'ovule, la gastrula, le blastoderme et l'origine des annexes chez le murin. Paris* ***1899.***

Fraser. *On the inversion of the blastodermic layers in the rat and mouse. Proceed. of the Royal Soc. Vol. XXXIV. p. 430.* ***1883.***

Giacomini, C. *Sul canale neurenterico e sul canale anale nelle vesicole blastodermiche di coniglio. Atti Accad. Turino. Anno LI.* ***1888.*** *Auch erschienen als: Sur le canal neurentérique et sur le canal anal dans les vésicules blastodermiques du lapin. Arch. Ital. Biol. T. X.* ***1888.***

Götte. *Zur Entwickelungsgeschichte des Kaninchens. Centralbl. f. d. med. Wiss. p. 866.* ***1869.***

Haddon, A. C. *Note on the blastodermic vesicle of Mammals. Proc. Roy. Soc. Dublin. Vol. IV.* ***1886*** *u. Ann. Mag. N. H. Vol. XVI.*

Henneguy, L. F. *Sur la constitution de l'endoderme des mammifères. C. R. hebdomadaires de la soc. de biol. T. IV. Sér. IX.* ***1892.***

— *Vortrag über die Ableitung der Umkehr der Keimblätter des Meerschweinchens. Verh. d. phys. Vereins zu Kiel.* ***1882.***

Hensen, V. *Ein frühes Stadium des im Uterus des Meerschweinchens festgewachsenen Eies. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1883.***

— *Bemerkungen betreffend die Mitteilungen von Selenka und Kupffer über die Entwickelung der Mäuse. Ebenda.* ***1883*.***

His, W. *Mitteilungen zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1881.***

Hubrecht, A., W. *Keimblätterbildung und Placentation des Igels. Anat. Anz. Jahrg. III.* ***1888.***

— *Die erste Anlage des Hypoblasts bei Säugetieren. Ebenda. Jahrg. III. p. 906.* ***1888*.***

— *Studies in Mammalian Embryologie. I. Erinaceus europäus. II. Sorex vulgaris. Quart. Journ. Bd. XXX.* ***1890*** *u. XXXI.* ***1890.***

— *The development of the germinal layers of sorex vulg. Studies of the zool. Labor. Utrecht. Vol. I.* ***1892.***

— *On the didermic blastocyst of the Mammalia. Rep. 64 Met. Brit. Ass. Adv. Sc.* ***1895.***

— *Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblasts. Verh. d. Kgl. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. Bd. IV.* ***1895.***

— *Die Keimblase von Tarsius. Ein Hilfsmittel zur schärferen Definition gewisser Säugetierordnungen. Festschr. f. C. Gegenbaur. Bd. II.* ***1896.***

— *Ueber die Rolle eines embryonalen Trophoblastes bei der Placentation. Vers. dtsch. Naturf. u. Aerzte zu Braunschweig.* ***1897.***

— *Blattumkehr im Ei der Affen. Biol. Centralbl. Bd. XIX.* ***1899.***

— *Keimblattbildung bei Tarsius spectrum. Verh. d. V. internat. Zoologen-Kongr. zu Berlin. Jena* ***1902.***

— *Furchung und Keimblattbildung bei Tarsius spectrum. Verh. d. Kgl. Akad. van Wetensch. te Amsterdam. Bd. VIII.* ***1902*.***

Jenkinson, J., W. *A reinvestigation of the early stages of the development of the mouse. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XLIII.* ***1900.***

Kann, Max. *Das vordere Chordaende. Inaug.-Diss. Erlangen.* ***1888.***

Keibel, F. *Van Benedens Blastoporus und die Rauber'sche Deckschicht. Anat. Anz. Bd. II.* ***1887.***

— *Die Entwickelungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. Ebenda.* ***1888.***

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Igels (Erinaceus europaeus). Anat. Anz. Jahrg. III. p. 631.* ***1888.****

— *Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen u. Kaninchen). Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* ***1889.***

— *Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. Ebenda.* ***1891*** *u. Anat. Anz. Bd. VI.* ***1891.***

— *Ueber die Entwickelungsgeschichte des Schweines. Anat. Anz. Jahrg. VI.* ***1891.***

— *Die Entwickelung des Mesoblasts beim Schaf. Verh. d. Anat. Ges. in Strafsburg.* ***1894.***

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Primitivstreifens beim Schwein. Ebenda.* ***1894*.***

— *Frühe Entwickelungsstufen des Rehes und die Gastrulation der Säuger. Verh. Anat. Ges. Bonn* ***1901.***

— *Die Entwickelung des Rehes bis zur Anlage des Mesoblast. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth.* ***1902.***

Kollmann, J. *Die Entwickelung der Chorda dorsalis bei dem Menschen. Anat. Anz. Bd. V.* ***1890.***

Kölliker, A. *Ueber die erste Entwickelung von Säugetierembryonen. Verh. d. Phys. med. Ges. zu Würzburg. Bd. IX.* ***1876.***

— *Die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens. Zool. Anz.* ***1880.***

— *Die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens. Festschr. zur Feier des etc. Univ. zu Würzburg. Leipzig* ***1882.***

Kölliker, A. *Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Sitzungsber. d. Würzb. Phys.-med. Ges.* **1883.**
Kupffer. *Das Ei von Arvicola arvalis und die vermeintliche Umkehr der Keimblätter an demselben. Sitzungsber. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Math.-phys. Kl. p. 621.* **1882.**
Lieberkühn, N. *Ueber die Keimblase der Säugetiere. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförder. d. ges. Naturw. zu Marburg.* **1875.**
— *Ueber die Keimblätter der Säugetiere. Gratulationsschr. f. H. Nasse. Marburg* **1879.**
— *Zur Lehre von den Keimblättern der Säugetiere. Sitz.-Ber. d. Marburger Ges.* **1880.**
— *Ueber die Chorda bei Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1882 u. 1884.**
Martin, P. *Ein Pferdeei vom 21. Tage. Schweiz. Arch. f. Tierheilk. Bd. XXXII.* **1890.**
Mall Franklin, P. *Development of the human coelom. Journ. Morph. Vol. XII.* **1897.**
Paladino, S. *Sur les premiers phénomènes du développement de quelques mammifères. Arch. ital. biol. T. II.* **1882.**
Rabl. *Ueber die Bildung des Mesoderms. Anat. Anz. Bd. III. p. 654.* **1888.**
Rauber, Ant. *Die erste Entwickelung des Kaninchens. Sitz.-Ber. d. Naturf. Gesellsch. in Leipzig. Jahrg. II. p. 103.* **1875.**
— *Ueber sekundären Dotter in der Keimblase der Säugetiere. Zool. Anz.* **1880.**
— *Ein Wort der Entgegnung an Ed. Van Beneden. Anat. Anz. Bd. XVI.* **1899.**
Robinson, Arthur. *Observations on the development of two Rodents', a thesis presented to the university of Edinburgh for the degree of M. D.* **1890.**
— *Some points in the development of mus musculus and mus decumanus. British association meeting at Cardiff.* **1891.**
— *Observations upon the development of the segmentation cavity, the archenteron, the germinal layers and the amnion in Mammals. Quart. Journ. micr. Scien. N. S. Vol. XXXIII.* **1892.**
— *Observations upon the development of the common ferret. Mustela ferox. Anat. Anz. Jahrg. VIII.* **1893.**
Ryder. *The inversion of the germinal layers in Hesperomys. Am. nat. Vol. XXI.* **1887.**
Schäfer, E. A. *Description of a mammalian ovum in an early condition of development. Proceed. of the roy. Soc. Vol. XXIV. London* **1876.**
Schmidt, V. *Das Schwanzende der Chorda dorsalis bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte. Bd. II.* **1893.**
Selenka, E. *Keimblätter und Gastrulaform der Maus. Biol. Centralbl. Bd. II.* **1882.**
— *Blattumkehr im Ei der Affen. Ebenda. Bd. XVIII.* **1898.**
Sobotta. *Ueber den Gastrulationsvorgang bei Wirbeltieren. Sitz.-Ber. d. Phys.-med. Ges. Würzburg.* **1897.**
— *Die erste Entwickelung des Mäuseeies nach der Befruchtung. Aus Verhandl. d. Anat. Ges.* **1901.**
— *Die Entwickelung des Eies der Maus vom Schluſs der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amnionfalten. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LXI. 1902.*
Spee, F. Graf. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der früheren Stadien des Meerschweinchens bis zur Vollendung der Keimblase. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1883.**
— *Ueber die Entwickelungsvorgänge vom Knoten aus in Säugetierkeimscheiben. Anat. Anz. Jahrg. III. p. 314.* **1888.**
Strahl. *Zur Bildung der Kloake des Kaninchenembryos. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt.* **1886.**
— *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung von Säugetierembryonen. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg.* **1888.**
— *Durchschnitte der Area embryonalis bei Säugetierembryonen. Anat. Anz. Bd. III. p. 740.* **1888*.**
— *Ueber die Ausbildung des hinteren Körperendes bei Cavia. Sitz.-Ber. Marburg. p. 65.* **1888†.**
Van der Stricht, O. *La première apparition de la cavité coelomique dans l'aire embryonnaire du lapin. C. R. de la société de biol. Sér. X. T. II.*
— *La fixation de l'oeuf de chauve-souris à l'intérieur de l'utérus (V. noctula). Communication préliminaire. Verh. Anat. Ges. Tübingen.* **1899.**
Todaro, Franc. *Le prime fasi dello sviluppo dei mammiferi.* **1890.**
Weysse, A. W. *On the blastodermic vesicle of Sus scrofa. Proceed. Americ. Acad. of Arts and Sc. Vol. XXX.* **1894.**
— *On the blastodermic vesicle of Sus scrofa domestic Cambridge.* **1894.**

Viertes Kapitel.

Missbildungen und Mehrfachbildungen, die durch Störung der ersten Entwickelungsprozesse hervorgerufen werden.

Von

Professor **Oscar Hertwig.**

Die Entwickelung eines Eies ist auf jedem Stadium von zahlreichen äußeren Faktoren abhängig, über welche ich im zweiten Band meiner Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie einen kurzen Ueberblick gegeben habe. Tritt eine irgendwie erheblichere Veränderung irgend eines Faktors ein, so ist eine häufige Folge davon eine Störung bald leichteren, bald schwereren Grades und eine Abänderung des normalen Entwickelungsverlaufes bis zu seinem vollständigen Stillstand. Daraus entstehen in der Natur die verschiedenartigsten Mißbildungen, über welche uns die Teratologie eine systematische Zusammenstellung giebt.

Was in der Natur aus meist unbekannten Ursachen geschieht, kann der Experimentator durch künstliche Eingriffe in die Entwickelung geeigneter Versuchsobjekte willkürlich hervorrufen. Die Erzeugnisse seines experimentellen Geschicks haben aber vor den teratologischen Naturprodukten für das wissenschaftliche Studium den großen Vorzug voraus, daß man eher Gelegenheit hat, das allmähliche Zustandekommen der Mißbildung Schritt für Schritt zu verfolgen.

Für die normale Entwickelungsgeschichte ist auch die Störungsentwickelung von nicht geringem Interesse. Denn wenn man Gelegenheit erhält, einen Prozeß in verschiedenen Modifikationen kennen zu lernen, so erfährt gewöhnlich unsere Kenntnis von seinem Wesen in dieser und jener Richtung Vertiefung schon dadurch, daß man durch Vergleichung der verschiedenen Modifikationen besser Wesentliches vom Unwesentlichen unterscheiden kann, oder dadurch, daß sich uns zuweilen ganz neue Gesichtspunkte für die Beurteilung eröffnen. So kann das Experiment auch für den Embryologen ein wichtiges Hilfsmitel zu tieferem Eindringen in das Wesen entwickelungsgeschichtlicher Vorgänge werden.

Zur Erzeugung von tief eingreifenden Störungen in der Entwickelung ist am geeignetesten die Periode von der Befruchtung des Eies bis zum Abschluß der Keimblattbildung. Daher scheint es uns gerechtfertigt, an das dritte Kapitel noch einen besonderen Abschnitt über die Störungen in der Keimblattbildung anzuschließen, welche

durch experimentelle Eingriffe in die ersten Entwickelungsstadien hervorgerufen werden können oder in der Natur, aus uns unbekannten Ursachen entstanden, zu Mißbildungen und Mehrfachbildungen führen.

Eine erschöpfende Behandlung des Gegenstandes liegt nicht in meiner Absicht und würde die Aufgaben dieses Handbuches überschreiten. Aber in der Weise, wie schon im zweiten Kapitel experimentell hervorgerufene Störungen des Befruchtungs- und des Furchungsprozesses beschrieben und besprochen worden sind, soll auch hier, zum Teil in unmittelbarem Anschluß und in Weiterführung der dort gegebenen Darstellung, wenigstens eine Auswahl der wichtigsten Verhältnisse kurz zusammengestellt und unter besonderer Berücksichtigung derjenigen Punkte, welche für Fragen der normalen Entwickelungsgeschichte von größerem Wert sind, in 4 Abschnitten mit folgendem Inhalt besprochen werden: 1) Experimentelle Sonderung des Eies in Keimscheibe und Nahrungsdotter. 2) Beeinflussung des Gastrulationsprozesses. 3) Beeinflussung des Urmundschlusses und künstliche Erzeugung der Spina bifida. 4) Zerlegung des Eimateriales derart, daß Mehrfachentwickelung die Folge ist.

1. Experimentelle Sonderung des Eies in Keimscheibe und Nahrungsdotter.

Wie uns das vergleichend-entwickelungsgeschichtliche Studium im dritten Kapitel gelehrt hat, ist einer der wichtigsten Faktoren, durch welchen die verschiedenen Arten des Furchungsprozesses und die tiefgreifenden Unterschiede in der Keimblattbildung bei den einzelnen Klassen der Wirbeltiere bedingt werden, die sehr ungleiche Ausstattung der Eier mit Nährmaterialien oder Reservestoffen. Je mehr sich solche in der Eizelle anhäufen, um so mehr bildet sich in dieser ein Gegensatz aus zwischen der aktiven Substanz des Protoplasmas und den in ihr aufgespeicherten Reservestoffen, welche, für die erste Zeit der Entwickelung überflüssig, mehr einen Ballast vorstellen und den Ablauf der Furchung (vergl. auch Kap. II, p. 571) und die Gastrulation etc. erschweren und verzögern. Höhere Grade der Ansammlung von Reservestoffen führen schließlich dahin, daß die aktiven und passiven Substanzen in der Eizelle sich mehr oder minder scharf voneinander sondern und zur Entstehung des meroblastischen Typus führen. Durch das Experiment gelingt es nun bei den Amphibieneiern, die relativ reich an Dotterplättchen, aber noch nicht schärfer in Bildungsdotter und Nahrungsdotter gesondert sind, eine solche Scheidung künstlich herbeizuführen.

Im Froschei, welches zum Experiment diente, sind die Dotterplättchen, was wohl für alle Amphibieneier gilt, specifisch schwerer als die protoplasmatischen Substanzen der Zelle, in welchen sie von Haus aus in etwas ungleicher Weise angesammelt sind, nämlich reichlicher am vegetativen Pol, weniger am animalen Pol, der infolgedessen auch leichter ist. Wenn man nun das befruchtete Froschei sich auf einem Centifugalapparat entwickeln läßt, so kann der Experimentator durch geeignete Verwendung der Centrifugalkraft den Gegensatz zwischen animaler und vegetativer Eihälfte nach Belieben vergrößern. Der Furchungsprozeß bleibt mehr und mehr auf die animale Hälfte beschränkt, weil die Kerne als die leichtesten Teile in der Nähe des animalen, der Umdrehungsachse zugekehrten Poles gewissermaßen festgehalten werden.

Man kann auf diesem Wege schließlich das holoblastische Froschei mehr oder minder in einen meroblastischen Typus überführen. Wenn nach 24 Stunden der Furchungsprozeß unter dem Einfluß der Centrifugalkraft genügend weit fortgeschritten ist, findet man das Froschei (Fig. 630) wie das Ei eines Vogels aus einer kleinzelligen Keimscheibe, welche später die Blastulahöhle (*kh*) einschließt, und einer ungeteilt gebliebenen, größeren Masse von Nahrungsdotter (*d*) zusammengesetzt. Beide

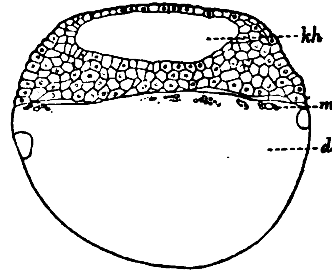


Fig. 630. Froschei, durch den Einfluß der Centrifugalkraft während der Entwickelung gesondert in eine Keimscheibe und in eine unentwickelt gebliebene Dottermasse mit einem Dottersyncytium. *kh* Keimhöhle. *m* Kerne im Dotter (Merocyten). *d* ungeteilte Dottermasse. Nach Oscar Hertwig.

sind, wenn das Experiment gut gelungen ist, ziemlich scharf mit einer ebenen Fläche gegeneinander abgegrenzt. Die Uebereinstimmung geht sogar so weit, daß sich in der subgerminalen Schicht des Dotters vereinzelte Kerne (*m*) eingelagert finden. Dadurch ist eine dem Dottersyncytium meroblastischer Eier vergleichbare Schicht entstanden.

Wenn Eier mit so weit gediehener Sonderung sich noch weiter entwickeln würden, so müßten natürlich alle weiter folgenden Prozesse, die Gastrulation, die Keimblatt- und Embryobildung, ein Gepräge erhalten, welches vom normalen Befunde sehr abweicht. Fortgesetzte Experimente in dieser Richtung, vielleicht an größeren Amphibieneiern, die sich noch leichter als das Froschei in den meroblastischen Typus überführen lassen werden, scheinen mir Aussicht auf Erfolg zu bieten.

2. Beeinflussung des Gastrulationsprozesses.

Für embryologische Experimente der verschiedensten Art hat sich bis jetzt das Froschei als das weitaus geeigneteste Objekt erwiesen. Mannigfache Abänderungen des Gastrulationsprozesses sind bei ihm durch diese oder jene Eingriffe, chemische, thermische, mechanische etc. leicht und sicher hervorzurufen. Es soll hier nur kurz auf die Erscheinungen eingegangen werden, welche durch mehrere chemische Stoffe bewirkt und von Morgan und Tsuda, von mir, von Gurwitsch, von Chas. B. Wilson genauer studiert worden sind.

Kochsalzlösungen von 0,6—1 Proz., in welche frisch befruchtete Froscheier gebracht werden, verlangsamen ihren Entwickelungsprozeß, und zwar proportional der Konzentration der Lösung. So fein reagiert das Froschei auf geringe Schwankungen im Kochsalzgehalt der Umgebung, daß schon Unterschiede von 0,1 Proz. deutliche Abweichungen in der Entwickelung ergeben. Noch wichtiger aber ist die zweite, leicht festzustellende Thatsache, daß das Ei in seinen einzelnen Abschnitten in ungleichem Maße durch die Kochsalzwirkung getroffen wird. Denn die vegetative Hälfte der Eikugel zeigt sich in ihrer Entwickelung mehr gehemmt und eventuell auch in höherem Maße geschädigt als die animale, ein Unterschied, der sich unserer Ansicht nach wieder wie bei den Ergebnissen der Centrifugalversuche, aus dem ungleichen

Protoplasmagehalt der beiden Hälften erklären läßt. Denn wenn entsprechend der Zunahme des Kochsalzgehaltes, um mich ganz allgemein auszudrücken, die Entwickelungsenergie in den protoplasmatischen Substanzen der Zelle bis zum vollständigen Erlöschen herabgesetzt wird, so muß sich die Herabsetzung da am meisten äußern, wo das Protoplasma am spärlichsten zwischen den mehr passiven Dottermaterialien verteilt ist und daher eine größere Arbeit bei der Zellteilung durch Bewältigung des passiven Materials zu verrichten hat. So werden schon durch den Furchungsprozeß im Froschei durch relativ sehr geringe Mengen von Kochsalz Unterschiede geschaffen, welche in dieser Weise im normalen Ei nicht vorhanden sind und die ihrerseits nun wieder die Ursache werden, daß auch der weitere Entwickelungsverlauf sich zu einem von der Norm abweichenden gestaltet.

Durch 0,6-proz. Kochsalzlösung wird die Gastrulation und die damit in Zusammenhang stehende Embryobildung sehr wesentlich abgeändert. Die Einstülpung bleibt längere Zeit auf eine kleine Stelle der Randzone beschränkt und dehnt sich, was namentlich bei Rana esculenta der Fall ist, nur sehr langsam seitwärts aus, während sie nach der Keimblasenhöhle zu sich viel rascher vergrößert und sie bald ganz verdrängt hat. Vor allen Dingen aber kommt es, solange die Embryonen haben beobachtet werden können, überhaupt nicht zu einer Aufnahme des Dotterfeldes in die Urdarmhöhle, wie es bei der normalen Entwickelung durch Kombination zweier Prozesse, 1) der Einstülpung und 2) der Ueberwachsung durch die Urmundränder geschieht. Wie es bei den Teleostiern und den Sauropsiden während einer langen Periode der Entwickelung der Fall ist, bleibt die vegetative Hälfte der Eikugel in großer Ausdehnung an der Oberfläche liegen. Wenn endlich der Urmundrand sich der ganzen Randzone des Eies entlang entwickelt und zu einem Ring geschlossen hat, ist ein kolossal weiter Blastoporus (Fig. 631 und 632) mit einem Dotter-


Fig. 631.

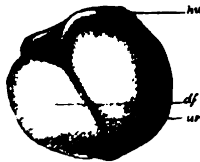


Fig. 632.

Fig. 631 und 632. Ei von Rana fusca, das nach der Befruchtung in einer 0,8-proz. Kochsalzlösung gezüchtet wurde. Fig. 631 vom Rücken, Fig. 632 von der Seite gesehen. Nach Oscar Hertwig (L. K. IV, 1895, Taf. XX, Fig. 3 und 4). *hw* Hirnwulst. *ur* Urmundrand. *df* Dotterfeld.

pfropf so groß wie das ganze ursprüngliche Dotterfeld oder wie $^1/_3$ der Eioberfläche entstanden.

Außerdem ist aber auch die normale, während des Gastrulationsprozesses sich vollziehende Verwachsung der Urmundränder, durch welche das Rückenfeld gebildet wird, gehemmt worden oder geht vielmehr in verlangsamter und abgeänderter Weise vor sich. Die Folge ist eine weitere Uebereinstimmung mit der Fischentwickelung. Der quere Hirnwulst und die seitlichen Medullarwülste legen sich zu einer Zeit an, wo nur eine kleine Strecke vom Rückenfeld des Embryos entstanden ist. Die Entfernung zwischen querem Hirnwulst und dorsaler Urmundlippe ist eine sehr kleine, und dadurch sieht die Embryonalanlage bei ihrer ersten Anlage ähnlich wie bei den Fischen aus, bei denen sie ja auch in so geringer Entfernung vom Keimring

oder Urmundrand auftritt, daß RAUBER sie deswegen einen Vorstoß desselben genannt hat. (Vgl. Fig. 384 u. 393.)

Auch bei dem Längenwachstum des embryonalen Körpers bleibt das Dotterfeld unbedeckt. Es nimmt daher der Abstand zwischen seinem vorderen Rand und dem Kopfende des Embryos immer mehr zu. Da nun das Material zum embryonalen Längenwachstum von dem undifferenzierten Teil der Urmundlippen abstammt, die sich medianwärts zusammenschieben, so muß die Zellenbewegung eine von der Norm wesentlich verschiedene sein (vgl. hierüber p. 737—745).

Während normalerweise die dorsale Urmundlippe bei der Konkrescenz über das Dotterfeld nach unserer auf p. 737 gegebenen Darstellung herüberwandert, ist jetzt von einer solchen Bewegung nach hinten nichts wahrzunehmen. Es muß daher durch den jüngst gebildeten Rumpfabschnitt der ältere Teil in entgegengesetzter Richtung, also nach vorn, gedrängt werden.

Endlich entwickelt sich bei den in Kochsalzlösung gezüchteten Embryonen das Schwanzende in einer Weise, welche an die bei den Selachiern beobachteten Verhältnisse erinnert. Nachdem schon ein größerer Teil des embryonalen Körpers entstanden ist, beginnt an dem das Dotterfeld einsäumenden Urmundring der Teil, an welchem der Embryo mit seinem hinteren Ende, wie bei den Fischen, ansitzt, sich als Höcker von dem übrigen Rand abzugrenzen und wie der Caudallappen oder die Schwanzknospe bei den Selachierembryonen über das Dotterfeld frei hervorzuwachsen (Fig. 633). Während bei der normalen Entwickelung des Frosches hinter dem Schwanzhöcker nur ein kaum bemerkbarer Rest der Urmundspalte offen bleibt und zum After umgewandelt wird, erhält sich hier eine außerordentlich weite, vom großen Dotterfeld (*df*) ausgefüllte Oeffnung.

Mit einem Wort, durch die Einwirkung von Kochsalz in bestimmter Konzentration auf das Froschei sind die Wachstumsvorgänge (Zellteilungen, Zellbewegungen etc.) so beeinflußt worden, daß die Gastrulation und Embryobildung eines holoblastischen Eies vielfache Aehnlichkeiten und Uebereinstimmungen mit dem gleichen Prozesse des meroblastischen Eies der Fische gewonnen hat.



Fig. 633. Embryo von Rana fusca, welcher nach der Befruchtung in einer 0,6-proz. Kochsalzlösung 4 Tage lang gezüchtet wurde, halb vom Rücken gesehen. Nach OSCAR HERTWIG (L. K. IV, 1895, Taf. XX, Fig. 16). *hp* Hirnplatte. *s* Saum des Hornblattes im Umkreis der Hirnplatte. *sch* Schwanzlappen. *ur* Urmundrand. *df* Dotterfeld.

In ähnlicher Weise wie NaCl wirkt nach den von GURWITSCH ausgeführten Experimenten Bromnatrium, Lithiumchlorid, Strychnin, (0,15—1 Proz.), Coffein, Nikotin auf die Entwickelung des Froscheies ein. Unter ihnen erwies sich „das Lithiumsalz als das am stärksten formativ einwirkende, chemische Medium“.

3. Beeinflussung des Urmundschlusses.

Ungleich wichtiger noch für das Verständnis embryonaler Prozesse als die vorher besprochenen Abnormitäten sind Mißbildungen, die in der Litteratur als Asyntaxia medullaris (ROUX, L. K. IV 1888) oder als

Spina bifida (HERTWIG, L. K. IV 1892) aufgeführt werden. Sie sind bis jetzt in der Klasse der Amphibien, der Teleostier und Vögel beobachtet worden und kommen zuweilen sowohl aus uns unbekannten Ursachen in der Natur zu stande, als auch können sie von uns experimentell durch Vornahme bestimmter Eingriffe hervorgerufen werden.

Nach einer 1892 näher begründeten Auffassung entsteht die Spina bifida dadurch, daß bei Eiern, die vor Beginn der Gastrulation eine bestimmte Schädigung erfahren haben, in der Folgezeit zwar der eine Teil der Gastrulation, das Einwandern (Invagination) von Zellmaterial vor sich geht, dagegen der Verschluß des Urmundrandes entweder ganz oder teilweise unterbleibt. Unter diesen Umständen bilden die Urmundränder, nachdem sie sich in ganzer Ausdehnung entwickelt haben, z. B. bei den Amphibien, einen großen Ring, welcher das gesamte Dotterfeld einschließt und gleichsam als einen enorm entwickelten RUSCONI'schen Dotterpfropf von außen am Rücken (Fig. 634, 635, 636) sichtbar bleiben läßt. Trotz der Hemmung des Urmund-

Fig. 634.

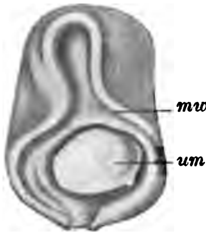


Fig. 635.

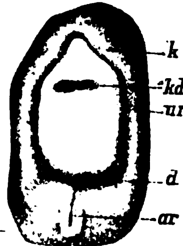


Fig. 636.

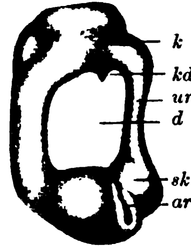


Fig. 637.

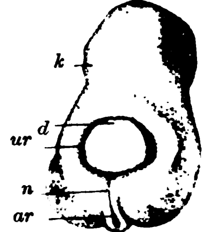


Fig. 634. Mißbildung von Rana fusca. Während am Kopfende sich die Medullarwülste entwickeln, zeigt das hintere Ende einen noch weit geöffneten Urmund. Nach HERTWIG (L. K. IV 1892, Taf. XVI, Fig. 27). *mw* Medullarwülste. *um* Urmund mit Dotterpfropf.

Fig. 635. Mißgebildeter Froschembryo mit hochgradiger Urmundspalte, vom Rücken aus gesehen. *k* Kopf. *kd* Eingang in die Kopfdarmhöhle. *ur* Urmundrand. *ar* Afterrinne. *d* Dottermasse. Nach HERTWIG.

Fig. 636. Mißbildung von Rana fusca mit Verschluß des Urmundes im vordersten Abschnitt des Kopfes, während er sonst noch in großer Ausdehnung geöffnet ist. Nach HERTWIG (L. K. IV 1892, Taf. XVI, Fig. 9). *k* Kopfende. *kd* Eingang in die Kopfdarmhöhle. *ur* Urmundrand. *d* Freiliegender Dotter. *sk* Schwanzknospe. *ar* Afterrinne.

Fig. 637. Mißbildung von Rana fusca mit Urmundspalte vor dem Schwanzende, nach HERTWIG (L. K. IV 1892, Taf. XVI, Fig. 14). Bezeichnungen wie in Fig. 635. *n* Naht.

schlusses, durch welche die ganze Rückengegend des Embryos nicht zustande gekommen ist, gehen die Differenzierungsprozesse in dem Zellenmaterial der Urmundränder, welche den Rücken durch ihre Verwachsung hätten herstellen sollen, weiter vor sich; nur entsteht jetzt auf der rechten und linken Seite des Urmundringes eine halbe Medullarplatte (Fig. 638), eine halbe Chordaanlage, nur eine Reihe von Ursegmenten u. s. w. Nach dieser Ansicht beruht also die Spina bifida auf einer in abnormer Weise fortbestehenden Urmundspalte.

Besonders leicht ist die Mißbildung wieder auf künstlichem Wege

bei Froscheiern hervorzurufen. OSCAR HERTWIG erhielt sie in großer Anzahl zufällig dadurch, daß er Froscheier vor der Befruchtung in dem Uterus des getöteten Weibchens in der feuchten Glaskammer längere Zeit liegen ließ und nach 1, 2, 3, 4 Tagen eine Portion Eier dem Uterus entnahm und befruchtete. Infolge der Schädigung entwickeln sich neben normalen Embryonen in immer größerer Menge die verschiedensten Abnormitäten, darunter besonders auch Embryonen mit Spina bifida, die man auf jüngeren und älteren Stadien zur Untersuchung konservieren kann. Auch wenn die Froschweibchen von den Männchen längere Zeit getrennt werden, so daß Ueberreife eintritt, werden die Eier nach vorgenommener Befruchtung, wenn auch in geringerem Maße, zur Hervorbringung der Spina bifida prädisponiert.

Noch ein anderes Verfahren, welches ROUX angewandt hat, besteht darin, daß man normale Froscheier nach der Befruchtung auf irgend einem Teilungsstadium oder selbst auf dem Stadium der Keimblase und auch der beginnenden Gastrula mit der erwärmten Nadel am vegetativen Pol oder an der Randzone oder, wenn die Einstülpung schon begonnen hat, in ihrer Nähe vorsichtig ansticht. Je früher die Operation geschieht, eine um so größere Menge von Dotter fließt an der Operationsstelle aus der Wunde aus und bildet ein Extraovat. Auf späteren Stadien wird ein kleiner Zellenbezirk zerstört. Auch durch derartige Schädigungen und partielle Zerstörungen wird im ziemlich widerstandskräftigen Froschei, wenn die Entwickelung, wie es meist geschieht, ihren Fortgang nimmt, Spina bifida (Asyntaxia medullaris) erzeugt, aber verbunden mit Substanzdefekten; infolgedessen kommen anstatt wohl ausgebildeter Embryonen mit Urmundspalte Embryonen zu stande, denen ein Teil des Urmundringes, $^1/_4$ oder gar die Hälfte, fehlt (Hemiembryones laterales oder anteriores (ROUX).

Einen Einblick in die Natur der Mißbildungen mit Spina bifida welche im einzelnen mannigfache Variationen untereinander darbieten, geben die Oberflächenansichten (Fig. 634—637) und einige Querschnitte von jüngeren und älteren Entwickelungsstadien der Urmundspalte (Fig. 638—639).

Einen geringeren Grad zeigt Fig. 634, die Rückenansicht eines Eies, bei welchem am ziemlich normal entwickelten Kopfende die Medullarwülste sich weit über die Oberfläche erhoben haben und zum Verschluß einander zugeneigt sind, dessen hintere Hälfte dagegen eine Entwickelungshemmung darbietet. Denn während auf diesem Entwickelungsstadium der Urmund so weit geschlossen und verengt ist, daß man ihn kaum noch erkennen kann, stellt er hier ein weites Loch dar, fast von der Größe des ursprünglichen Dotterfeldes, das jetzt als RUSCONI'scher Dotterpfropf aus ihm hervorsieht; zugleich ist er ringsum von den nach hinten fortgewachsenen Medullarwülsten eingefaßt, die sich in geringer Entfernung von der Urmundlippe aus dem Ektoderm im Anschluß an die Hirnplatte entwickelt haben. Das Bild läßt sich den normalen Befunden bei manchen Vogelembryonen (Fig. 522) vergleichen, bei denen am Grunde der Medullarfurche die hier allerdings außerordentlich enge Ausmündung des Canalis neurentericus zu erblicken ist.

Viel erheblicher weichen die in den Figg. 635—637 abgebildeten Mißbildungen von der Norm ab. Es läßt sich dies auf den ersten Blick schon daran erkennen, daß der in der Mitte des Rückens ge-

legene Dotterpfropf sowohl größer als in Fig. 634 ist als auch weiter nach dem Kopfende zu vorgeschoben ist. Die Urmundspalte betrifft hier also noch mehr den vordersten Teil des Rückens. Gleichwohl sind die Embryonen, mit Ausnahme von Fig. 636, ihrer Ausbildung nach älter als im ersten Fall. Denn ihre Organe sind weiter differenziert. Am Kopfhöcker hat sich schon die Medullarrinne der Figg. 634 und 635 zum Hirnrohr (Fig. 636—637) geschlossen; die Hörbläschen sind bereits vom Ektoderm abgeschnürt. Die Haftscheiben sind an der unteren Seite des Kopfhöckers angelegt; am hinteren Ende ist der Urmundrand zu 2 Höckern verdickt, welche, wie die weitere Entwickelung lehrt, die Schwanzknoten (*sk*) sind und eine rinnenförmige Verlängerung des Blastoporus zwischen sich fassen, aus welcher später der After hervorgeht.

An der Grenze zwischen Kopfhöcker und vorderem Rand des Dotterpfropfes findet sich eine tiefere Rinne, welche man an Mediansehnitten in die Kopfdarmhöhle verfolgen kann. Auf einem Querschnitt (Fig. 638) durch die Mitte von Fig. 635 sieht man die Begrenzung des Dotterpfropfes oder die seitlichen Urmundränder vollständig in die Rückenorgane differenziert. Links und rechts liegt eine halbe Medullarplatte, darunter eine Chorda und an beide schließt sich ventralwärts links und rechts das mittlere Keimblatt an, das sich schon in Ursegmente und Seitenplatten zu sondern beginnt. Das Anlagematerial für Nervenrohr und Chorda, welches durch das Ausbleiben

Fig. 638.



Fig. 639.

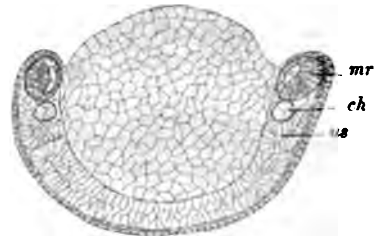


Fig. 638. Querschnitt durch das hintere Drittel des Rumpfes der in Fig. 635 abgebildeten Mißbildung. *mp* Medullarplatte. *v* Verbindungsstelle der Medullarplatte mit dem Dotter. *ch* Chorda. *mk* mittleres Keimblatt.

Fig. 639. Querschnitt durch das vordere Drittel des Rumpfes im Bereich der Urmundspalte der in Fig. 636 abgebildeten Mißbildung von Rana fusca, nach Hertwig (L. K. IV, 1892, Taf. XVIII, Fig. 3). *mr* Medullarrohr. *ch* Chorda. *us* Ursegment.

des Urmundschlusses in zwei Hälften gespalten ist, macht trotzdem, je älter der Embryo wird, Fortschritte in seiner Entwickelung. So hat sich beim älteren Embryo der Fig. 636, bei welchem am Kopfende sich die in Fig. 635 noch offene Hirnplatte zum Hirnrohr geschlossen hat, auch nach rückwärts in dem Umkreis der Urmundspalte die halbe Medullarplatte zu einem Nervenrohr geschlossen (Fig. 639), das vom Hornblatt bedeckt ist. Daß dieses Rohr kein normales Rückenmark ist, erkennt man leicht an dem Umstand, daß nur seine laterale Wand verdickt und aus spindeligen Zellen zusammengesetzt ist, die mediale dagegen nur aus einer einfachen Lage platter Zellen besteht und weiter nichts als ein Verschlußhäutchen darstellt.

Die Embryonen mit Urmundspalte haben in ihrer Entwickelung noch bis zur Ausbildung der Vorniere, der Kiemen und des Schwanzes verfolgt werden können. Interessant ist hierbei zu beobachten, wie nachträglich in den allermeisten Fällen doch schließlich eine sehr erhebliche Verkleinerung der Urmundspalte, zuweilen sogar ihr vollständiger Verschluß eintritt. Vom Kopfende aus rücken nämlich die schon weit differenzierten Rumpfhälften nach der Medianebene näher aneinander, indem sie über den Dotterpfropf ähnlich wie auf einem früheren Stadium und unter normalen Verhältnissen herüberwachsen. Der Abstand zwischen beiden Medullarröhren und beiden Chorden verkleinert sich, bis ein Epidermishäutchen zwischen ihnen einen Verschluß herstellt (Fig. 640). Dann legen sie sich noch weiter bis zur Berührung aneinander. Die Höhlungen der zusammengeschmiegten halben Medullarröhren werden jetzt nur durch eine dünne Scheidewand getrennt, die durch Verschmelzung der oben erwähnten, dünnen Verschlußhäutchen entstanden ist. Später reißt auch die Scheidewand ein, es fließen beide Hohlräume in einen einzigen Centralkanal zusammen. Ebenso kann es zu einer Verschmelzung der linken und rechten Chorda kommen, nachdem sie bis zur Berührung zusammengetreten sind.

Was die beiden Schwanzknospen betrifft, so beobachtete ich häufig während längerer Zeit ein getrenntes Fortwachsen derselben (Fig. 641). Die Folge davon ist Spaltung des Körpers nach hinten in einen Doppelschwanz mit Nervenrohr, Chorda und Schwanzdarm, aber auch hier kommt es gewöhnlich noch zu einer nachträglichen Vereinigung, die an der Schwanzwurzel über der Aftergrube beginnt (Fig. 642). Während

Fig. 640.



Fig. 641.

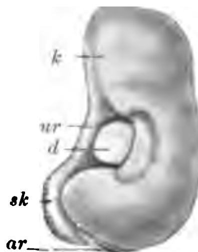


Fig. 642.

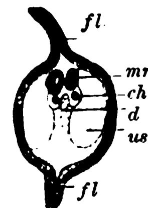


Fig. 640. Querschnitt durch eine Mißbildung von Rana fusca mit Urmundspalte, etwas vor dem Dotterpfropf, nach HERTWIG. *ch* Chorda. *d* Darm. *us* Ursegment. *wg* WOLFF'scher Gang. *v* Verbindung zwischen beiden Rückenmarkshälften (*mr*).

Fig. 641. Mißbildung von Rana fusca mit normal entwickeltem Kopfende, Urmundspalte in der Mitte des Rückens und Auftreten der Schwanzknospen. Nach HERTWIG (L. K. IV, 1892, Taf. XVI, Fig. 13). *k* Kopf. *d* im Urmundspalt freiliegender Dotterpfropf. *ur* Urmundrand. *sk* Schwanzknospe. *ar* Afterrinne.

Fig. 642. Querschnitt durch das Schwanzende eines Embryos von Rana fusca mit teilweise rückgebildeter Urmundspalte. Nach HERTWIG (L. K. VI, 1892, Taf. XIX, Fig. 24). *ch* halbe Chorda. *d* Darm. *us* Ursegment. *mr* halbes Medullarrohr. *fl* Flossensaum.

äußerlich ein einfaches Schwanzende entsteht, an welchem sich dorsal und ventralwärts die Haut zu einem einfachen Flossensaum erhebt, können im Innern noch längere Zeit 2 Nervenrohre (*mr*) und 2 Chordastränge (*ch*) getrennt nebeneinander liegen. In anderen Fällen (Fig. 643)

scheint die Trennung des Schwanzes in zwei Hälften dauernd erhalten zu bleiben.

Ein häufiger Befund bei älteren mißbildeten Embryonen ist der Fortbestand eines Restes des Urmundes als ein kleines Loch in der Lumbalgegend vor der Schwanzwurzel (Fig. 644). Damit ist denn

Fig. 643.

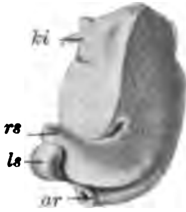


Fig. 644.



Fig. 643. Mißbildung von Rana fusca mit gespaltenem Schwanzende. Nach Hertwig (L. K. IV, 1892, Taf. XVI, Fig. 17). *ki* Kiemen. *ar* Afterrinne. *ls*, *rs* linke und rechte Schwanzhälfte.

Fig. 644. Weit entwickelter Embryo von Rana fusca mit rechtwinklig umgebogenem Schwanzende und einer kleinen, kaum sichtbaren Oeffnung am Rücken, dem Rest einer Urmundspalte. Nach Hertwig (L. K. IV, 1892, Taf. XVI, Fig. 22). *um* Rest des Urmundes. *a* After. *sf* Schwanzflosse. *h* Haftnäpfe.

immer auch eine Spaltung des Nervenrohres in der betreffenden Gegend in eine linke und eine rechte Hälfte verbunden. Aeußerlich sind solche Embryonen leicht daran zu erkennen, daß der Schwanz unter rechtem Winkel dorsalwärts gebogen und mit der Spitze dem Kopfende genähert ist. Schon auf frühen Entwickelungsstadien beginnt sich diese eigentümliche Krümmung an der Rückenfläche bei Froschembryonen mit Spina bifida bemerkbar zu machen.

Zu den Mißbildungen mit Urmundspalte rechne ich auch die von Roux beschriebenen Hemiembryones laterales, welche durch Anstich mit der erwärmten Nadel erhalten wurden. Weil die Schädigung des Eies infolge des Einstiches mehr auf eine bestimmte Stelle beschränkt ist, an welcher der Dotter geronnen und ein Extraovat entstanden ist, kann sich kein ringförmiger, geschlossener Urmundrand ausbilden. Er zeigt eine Unterbrechung an der besonders geschädigten Stelle. So kommen Embryonen zu stande, bei denen nach hinten von einem kurzen Kopfende nur auf einer Seite des Dotterpfropfes aus dem zur Ausbildung gelangten Teil des Urmundrandes eine halbe Medullarplatte und Chorda entstanden ist, während auf der Gegenseite ein Urmundrand entweder infolge der Zerstörung gar nicht hat entstehen können oder in der Entwickelung weit zurückgeblieben ist.

Eine andere Auffassung als die hier vertretene über das Zustandekommen eines Hemiembryo lateralis hat Roux ausgesprochen. Er glaubt, daß durch die ersten Teilungen schon im Ei das Anlagematerial für die linke und rechte Körperhälfte, für Schwanz- und Kopfende voneinander gesondert würden und daß Hemiembryonen deswegen entstanden sind, weil durch den Anstich das Anlagematerial für die eine Hälfte zerstört worden sei. (Nähere Auskunft über diese Streitfrage findet man Kap. II, p. 626—633.)

Außer beim Frosch ist ein Embryo mit Urmundspalte nur einmal bei S a l a m a n d r a m a c u l a t a beobachtet und von Klaussner abgebildet worden. Kopf und Schwanz sind einfach und erheben sich als Höcker senkrecht über die Dotterkugel. Der zwischen ihnen ge-

legene, wie ein Sattel eingekrümmte Rücken des Rumpfes ist in zwei Hälften gespalten, deren jede im Halbbogen die sehr ansehnliche, von Dotter ausgefüllte Urmundspalte umfaßt.

Entsprechende Mißbildungen, wie bei den Amphibien, sind schon viel früher bei den Knochenfischen von LEREBOULLET (L. K. IV, 1863) und OELLACHER (L. K. IV, 1873), in neuerer Zeit von RAUBER (L. K. IV, 1879) beobachtet und endlich von KOPSCH (L. K. IV, 1899) auch auf experimentellem Wege dargestellt worden.

LEREBOULLET hat seine grundlegenden Untersuchungen an den verhältnismäßig kleinen und durchsichtigen Hechteiern ausgeführt. Bei der künstlichen Befruchtung eines wohl nicht mehr ganz normalen Materiales erhielt er, abgesehen von ziemlich zahlreichen Mehrfachbildungen mit 2 und 3 Köpfen, auch sehr verkümmerte Embryonen ohne Kopf und endlich die uns hier interessierenden Mißbildungen, die in jeder Beziehung den eben beschriebenen, mißbildeten Froschembryonen entsprechen. Es waren Embryonen, die vorn einen einfachen Kopf und hinten einen einfachen Schwanz besaßen, in ihrer Mitte aber aus 2 Körpern bestanden, die derart voneinander getrennt waren, daß sie einen mehr oder minder großen, elliptischen Ring bildeten.

Jede Hälfte des Ringes stellt bei genauer Untersuchung nur die Hälfte eines Rumpfes dar. Denn LEREBOULLET fand auf jeder Seite nur eine Rückenmarkshälfte und eine Chordahälfte, die sich jedoch nach vorn im einfachen Kopfteil zu einem Normalrückenmark und einer Normalchorda verbanden. Ferner bemerkte er auf jeder Seite eine einfache Reihe von Ursegmenten, welche die äußere Seite jedes Halbringes einnahmen, so daß es aussah, als ob man das Resultat einer Längsteilung eines einfachen Embryos in zwei symmetrische Hälften vor sich habe. Auch besaß der einfache Kopf nur 2 Augen und 2 Hörbläschen. Dagegen war in jeder Hälfte sehr häufig ein besonderes Herz aufzufinden, eine Verdoppelung, welche sich ontogenetisch ja sehr leicht aus der paarigen Anlage des Herzens erklärt.

Fig. 645. Fig. 646.

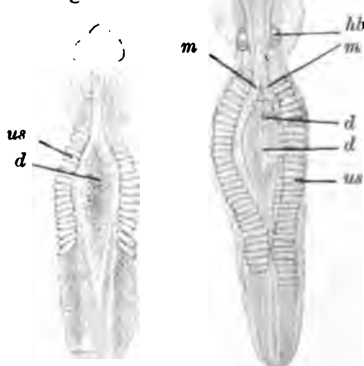


Fig. 647.



Fig. 645. Hechtembryo mit Spina bifida am Ende des 3. Tages. Nach LEREBOULLET. *d* frei liegender, die Urmundspalte ausfüllender Dotter. *us* Ursegmente.

Fig. 646. Hechtembryo der Fig. 645 am 7. Tage, Nach LEREBOULLET. Dieselben Bezeichnungen wie in Fig. 645. *hb* Hörbläschen. *m* Rückenmarkshälfte im Umkreis der Urmundspalte.

Fig. 647. Keimwulst eines Hechteies von 50 Stunden. Kopie nach LEREBOULLET (L. K. IV, 1863, Fig. 32).

Wenn die Embryonen einige Zeit zu leben fortfahren, so nähern sich die beiden Halbkörper, ganz wie bei der Urmundspalte des Frocheies, und verschmelzen in der Medianebene so weit, daß schließlich

nur noch eine sehr kleine, ringförmige Oeffnung am Ursprung des Schwanzes übrig bleibt. „La duplicité embryonnaire“, schließt daher Lereboullet, „provient ici de la séparation des parties symmétriques de l'embryon normal. C'est ce qui m'a fait dire que les deux corps embryonnaires dans ces anomalies ne sont en réalité que des demi-corps.“

Lereboullet konnte beim Hecht auch die erste Entstehung der Mißbildung aus dem ringförmigen Keimwulst (bourrelet embryogène) beobachten (Fig. 647). Bei anomalen Eiern entwickelte derselbe nur eine kurze und dicke Kopfanlage, die sich aber zunächst nicht weiter nach hinten zum Rumpf verlängerte; dagegen wurde der Keimwulst selbst (wenn er sich in den Urmundrand umwandelt), in ganzer Ausdehnung außergewöhnlich dick und zerfiel alsbald in eine Reihe einzelner Ursegmente in derselben Weise, wie sie sich sonst zur Seite des Medullarstranges bei einem normalen Embryo anlegen. Die beiden Reihen vereinigten sich später nach vorn im Anschluß an die Kopfanlage, nach hinten in der Region, welche später dem Schwanz den Ursprung giebt.

Aehnliche junge Stadien unserer Mißbildung hat Rauber gelegentlich auch bei Eiern der Forelle und des Salmens aufgefunden (Fig. 648 und 649). Nur ein bald kleineres, bald größeres Stück der vorderen

Fig. 648.



Fig. 649.

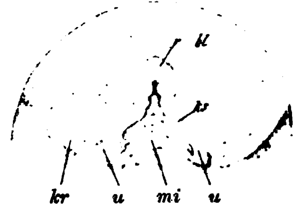


Fig. 648. Spaltbildung (Dehiscenz) der vorderen Embryonalanlage von der Forelle, 16 Tage nach künstlicher Befruchtung. Nach Rauber (L. K. IV, 1879*, Taf. XLI, Fig. 20). *bl* dünner Teil der Keimhaut. *a* Gegend der Augenblase. *v* Kopfende. *ks* in die Rückenorgane sich sondernde Urmundränder (Keimstreifen). *kr* Keimring (Umwachsungsrand). *u* Haken der Embryonalanlage oder die zum Knopf entwickelte Gegend des Urmundrandes. *mi* Membrana intermedia.

Fig. 649. Spaltbildung (Dehiscenz) der vorderen Embryonalanlage vom Salmling, 16 Tage nach Befruchtung. Nach Rauber (L. K. IV, 1879*, Taf. XLI, Fig. 20). Bezeichnungen wie in Fig. 648.

Embryonalanlage war normal entwickelt, das sich daran anschließende Stück des Rumpfes aber gespalten und durch einen ansehnlichen Zwischenraum in zwei Hälften getrennt. Zwischen diesen spannte sich ein feines Epidermishäutchen über den Dotter aus. Rauber erklärt ebenfalls die Spaltbildung aus einer mangelnden Konjunktion des Keimrandes. Linke und rechte Hälfte des Keimringes haben sich in Organe schon differenziert, ohne sich in der Mittellinie einander genähert und zur normalen Embryonalanlage verbunden zu haben.

Die Beobachtungen von Oellacher sind besonders dadurch bemerkenswert, daß sie sich auf Embryonen mit Spina bifida beziehen, die schon auf einem weit vorgerückten Entwickelungsstadium stehen. Oellacher erhielt seine Mißbildungen, die er Mesodidymi nannte.

in großer Zahl aus einer Zucht von Saiblingseiern, die er künstlich befruchtet hatte. In den extremsten Fällen war die Spaltung sehr tief und vom Ohrbläschen bis in den Schwanz hinein ausgedehnt; bei einem anderen Teil war sie nur auf eine kurze Strecke des Leibes beschränkt.

Bei der Untersuchung auf Querschnitten wurden die paarigen Organe, wie Augen, Hörbläschen, Urnieren, Brust- und Bauchflossen, niemals in vermehrter Anzahl von OELLACHER gefunden. Verdoppelt fanden sich dagegen alle unpaaren, der Medianebene angehörigen Organe, in erster Linie das Rückenmark und die Chorda, außerdem aber auch noch in vielen Fällen der Darmkanal und die aus ihm hervorsprossende Leber. Von einer zur anderen Rumpfhälfte schlägt sich, den kleinen Zwischenraum überbrückend, sowohl die Epidermis als auch das Darmdrüsenblatt herüber, letzteres, indem es dem Dotter unmittelbar aufliegt. Durch die Verdoppelung von Herz, Darm und Leber herrscht zwischen Fisch- und entsprechenden Frosch-Mißbildungen ein bemerkenswerter Unterschied, der sich übrigens leicht aus den Verschiedenheiten erklären läßt, die schon bei der normalen Entwickelung von Herz und Darm zwischen holoblastischen und meroblastischen Eiern bestehen.

Auch bei Fischembryonen kann die Spaltbildung, welche in den Anfangsstadien der Entwickelung entsteht, später mehr oder minder durch nachträgliche Verwachsung wieder rückgängig gemacht werden. So stellte OELLACHER an Querschnittserien durch ältere Embryonen fest, daß die Verdoppelung der medianen Organe sich noch eine Strecke weit in äußerlich einfach erscheinende Körperteile, Kopf und Schwanz, fortsetzt und dabei allmählich in den Normalzustand übergeht. Hierbei vereinigen sich zuerst wieder die beiden Darmschläuche zur einfachen Anlage, dann die beiden Rückenmarkshälften und zuletzt die beiden Chordastränge, wie es ja auch bei den Froschembryonen der Fall war.

Die Vereinigung der beiden Körperhälften war bei älteren Mißbildungen, die nach dem Ausschlüpfen aus der Eihülle ihren Dottersack schon seit 1—2 Wochen verloren hatten, äußerlich vollständig durchgeführt. „Niemand würde dieselben“, bemerkt OELLACHER, „für Mesodidymi halten, der nicht die eigentümlichen Verkrümmungen solcher in früheren Stadien beobachtet hat, in Stadien, in denen die innere Duplicität noch äußerlich deutlich erkennbar war.“ Auch dies erinnert an entsprechende Zustände von älteren, ausgeschlüpften Froschlarven (Fig. 644).

Die Parallele zwischen den mißgebildeten Frosch- und Fischembryonen läßt sich noch weiter durchführen. Wie bei Froschlarven die Spaltbildung, auch nachdem nach vorn wieder eine nachträgliche Vereinigung erfolgt ist, noch am Schwanzabschnitt (Fig. 643) fortbestehen kann, so auch beim Saibling. Den Mesodidymi hat OELLACHER solche Formen als Katadidymi (Fig. 650) angereiht.

Die Frage, ob beim Fischembryo eine Verwachsung des Keimrandes zu stande kommt, haben Forscher, wie RÜCKERT, KASTSCHENKO, MORGAN und KOPSCH, auch auf experimentellem Wege zu entscheiden gesucht. Namentlich hat KOPSCH durch geschickte, operative Eingriffe an Selachier- und Forellenkeimen eine größere Reihe von Mißbildungen erhalten, ähnlich den von LEREBOULLET, OELLACHER und RAUBER gezüchteten Formen. Entweder bevor oder bald nachdem am hinteren Rande der Keimscheibe die Embryonalanlage sich differen-

ziert hatte, zerstörte Kopsch auf einer Seite derselben bald in größerer, bald in geringerer Entfernung durch eine Operation eine kleine Strecke des Keimringes. Die Ergebnisse waren sehr wechselnde, was verständlich ist, da der operative Eingriff nicht ein wie das andere Mal ausfällt. Zuweilen wurden auf diesem Wege Spaltbildungen erhalten, die den oben beschriebenen sehr ähnlich und dadurch besonders wichtig sind, daß sie auf sehr frühen Stadien konserviert wurden.

Fig. 650.



Fig. 651.

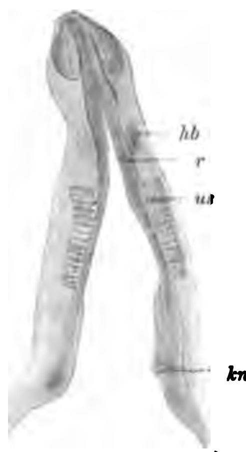


Fig. 652.



Fig. 650. Katadidymus eines Embryos vom Saibling. Nach Oellacher (L. K. IV, 1873). *d* frei liegender, die Urmundspalte ausfüllender Dotter. *c* die nicht zur Vereinigung gelangten Schwanzenden des Rumpfes.

Fig. 651. Embryo von Trutta fario mit 16 Ursegmenten. Experimentell erzeugte hintere Spaltbildung. Nach Kopsch (L. K. IV, 1899, Taf. XV, Fig. 1). *hb* Hörbläschen. *us* Ursegmente. *kn* Knopf. *r* Rückenmarkshälfte.

Fig. 652. Embryo von Trutta fario mit 16 Ursegmenten der linken, 18 Ursegmenten der rechten Körperhälfte. Nach Kopsch (L. K. IV, 1899, Taf. XVI, Fig. 9). *kn* Knopf. *us* Ursegmente. *r* Rückenmarkshälfte. *sp* Urmundspalte.

Zwei derartige Embryonen sind in den Figg. 651 und 652 dargestellt. Sie wurden dadurch gewonnen, daß ungefähr 24 Stunden vor dem Auftreten des Knopfes genau in der Medianlinie der erst später erscheinenden Embryonalanlage die Zellen des äußersten Randringabschnittes mittels des elektrischen Stromes behandelt wurden, einer Methode, welche ich auf das Froschei zuerst als Ersatz der von Roux ausgebildeten Operationsweise des Einstiches mit der erwärmten Nadel angewandt hatte. Der eine Embryo (Fig. 651) zeigt nach Durchfärbung und in auffallendem Licht, daß die beiden Körperhälften von der Gegend der Gehörbläschen an voneinander getrennt sind durch eine Lücke, welche mit dem Dotterloch zusammenhängt. An jeder Hälfte sind Medullarrohr, eine Urwirbelreihe (*us*), der Knopf (*kn*) und die Reliefs am Kopf deutlich zu erkennen. Beim zweiten Embryo (Fig. 652) ist die Umwachsung des Dotters weiter vorgeschritten; die beiden Körperhälften liegen näher aneinander; der zwischen ihnen befindliche Spalt und auch das vom Randring umfaßte Dotterloch werden von einem Zellhäutchen, der Deckschicht, überzogen, unter welcher im Dotter zahlreiche rundliche Kerne des Dottersyncytiums liegen.

Andere Experimente, bei welchen in geringer Entfernung links oder rechts von der Mittellinie, der Gegend der ersten Einstülpung, operiert wurde, lieferten Embryonen, welche aus einem bilateralem längeren oder kürzeren Kopfabschnitt nebst einem daran sich anfügenden, halben Rumpf bestanden. Sie entsprachen also den Hemiembryones laterales, welche Roux mit seiner Anstichmethode aus Froscheiern gezüchtet hat.

Auf Grund seiner Experimente am Forellenei ist Kopsch hinsichtlich der Entstehung der Rückenorgane aus Verschmelzung der Urmundränder zu einer Auffassung gekommen, von welcher meine Darstellung etwas abweicht. An dem zelligen Randring unterscheidet er zwei Bezirke, einen embryobildenden, den schraffierten Bezirk der Fig. 653, und einen nicht direkt embryobildenden, den nicht schraffierten

Fig. 653.

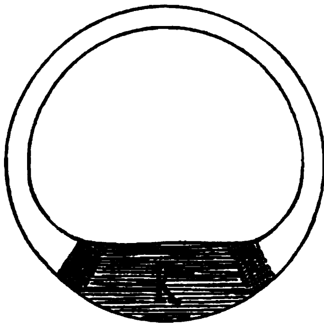


Fig. 654.

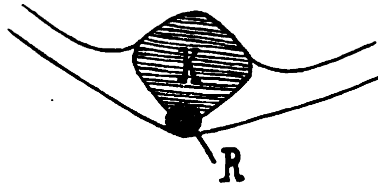


Fig. 653. Schema einer Forellenkeimscheibe, 24 Stunden nach der Bildung des ersten Umschlages. Der embryobildende Bezirk ist durch Strichelung bezeichnet. Nach Kopsch (L. K. IV, 1896).

Fig. 654. Stadium der rautenförmigen Embryonalanlage eines Forellenkeims. Die in Fig. 653 und 654 sich entsprechenden Bezirke sind durch gleichartige Strichelung ausgezeichnet. Nach Kopsch (L. K. IV, 1896). *K* Kopfteil des embryobildenden Bezirks. *R* Knopf.

Bezirk. An dem embryobildenden Bezirk, welcher an der Stelle der ersten Einstülpung gelegen ist, unterscheidet er noch weiter einen der Medianlinie näher gelegenen Teil (*K*), aus dessen Zellen der Kopf des Embryos entsteht, und jederseits lateral von diesem Bezirke Zellengruppen (*R*), welche im Laufe der Entwickelung in der Medianlinie zusammenkommen und sich zum Knopf vereinigen. Den Knopf stellt er sich als ein Wachstumscentrum vor, von welchem Rumpf und Schwanz entwickelt werden; hierbei sollen auch Zellen des nicht direkt zum Aufbau des Embryos verwendeten Teiles des Randrings im Laufe der Umwachsung des Dotters zum Knopf gelangen und dort ebenfalls zur Bildung des Embryos benutzt werden.

Kopsch glaubt daher, einen Gegensatz in der Bildung des Kopfes auf der einen Seite und in der Bildung von Rumpf und Schwanz auf der anderen Seite feststellen zu können (L. K. IV, 1896, p. 121). Der Kopf entsteht nach seiner Ansicht aus Verschmelzung links und rechts von der Medianebene gelegener Zellgruppen des Keimringes, Rumpf und Schwanz dagegen aus einer Wachstumszone, dem Knopf, welcher von seinem ersten Auftreten an das hinterste Ende des Embryos darstellt

und den Canalis neurentericus enthält. Seine Ansicht faßt Kopsch (L. K. IV. 1899, p. 39) auch in den Satz zusammen, daß „der Knochenfischembryo durch das Auswachsen des Knopfes unter Benutzung des Randringmateriales in die Länge wachse".

Die Ansicht von Kopsch läßt sich auch als eine Konkrescenztheorie mit einigen Modifikationen bezeichnen. Denn wie der Kopfabschnitt wird ja auch der Knopf, der dann zu Rumpf und Schwanz auswachsen soll, durch Verschmelzung zweier seitlicher Anlagen gebildet, so daß im Grunde genommen in Bezug auf die Verwachsungsfrage ein Gegensatz zwischen vorderem und hinterem Abschnitt gar nicht besteht. Im übrigen sollte man bei den Experimenten immer im Auge behalten, daß namentlich im Anfange der embryonalen Entwickelung die Zellen vielfach ihre Lage gegeneinander verändern, was besonders für den hinteren Keimscheibenrand oder den Urmundrand gilt, an welchem, solange die Gastrulation nicht ganz abgeschlossen ist, fortwährend Zellen durch Umschlag ins mittlere Keimblatt einwandern. So läßt sich von vornherein erwarten, daß Zellgruppen, welche auf sehr jungen Stadien am Urmundrand ihre Lage hatten, nicht denen entsprechen, welche später in der Medianebene zur Urmundnaht zusammentreten. Wie der Urmundrand, muß aber auch der sogenannte Knopf in der Zusammensetzung seiner Zellen als ein veränderliches Gebilde betrachtet werden; nach meiner Ansicht ergänzt sich das im Knopf vereinte Zellenmaterial in demselben Maße, als es sich nach vorn in die Achsenorgane und Ursegmente differenziert, von hinten her aus Zellen des Keimringes oder Urmundrandes. Einen solchen Zuwachs nimmt ja auch Kopsch an, wenn er von einer Benutzung von „Randringmaterial" spricht. Es kann also der Knopf als ein besonders ausgeprägter Abschnitt des Keimringes oder des vorderen Urmundrandes definiert werden, an welchem von hinten her Urmundmaterial von links und rechts zusammentritt, um sich dann allmählich wieder nach vorn in verschiedene Organanlagen zu differenzieren und dadurch das Längenwachstum des Embryos zu vermitteln.

Dem Knoten der Teleostier entsprechen bei den Selachiern die beiden Caudallappen, bei den Amphibien der mittelste, die Nahtstelle zeigende Abschnitt der vorderen Urmundlippe, bei den Sauropsiden und Säugetieren der Hensen'sche Knoten.

Anmerkung. In ihren Untersuchungen der Mesodidymi der Forelle machen Oellacher und neuerdings auch Kopsch die Angabe, daß in jeder Spalthälfte außer der lateral von Chorda und Semimedulla gelegenen Reihe von Ursegmenten einzelne Rudimente von solchen auch median zur Ausbildung gelangen sollten. Aehnliches hat Roux auch von Froschembryonen mit Spina bifida beschrieben und den Vorgang als Postgeneration bezeichnet. Kopsch erblickt hierin einen Beweis für die Umdifferenzierung embryonaler Zellen.

Mir scheint die Angelegenheit noch einer Nachprüfung zu bedürfen, bei welcher für den Fall, daß eine Reihe medianer Ursegmente sich wirklich entwickeln sollte, der Vorgang und die Herkunft der Zellen noch genauer aufzuklären wäre. Denn wenn ich auch die Ansicht vertrete, daß embryonale Zellen sich je nach den Bedingungen in verschiedener Weise differenzieren können, so habe ich doch einige Zweifel, ob die morphologischen Bedingungen für die Entstehung von Ursegmenten an der medianen Seite der zu einander gehörigen Spalthälften gegeben sind. Bei den entsprechenden Mißbildungen an Froscheiern, deren ich eine

große Zahl auf Schnittserien untersucht habe, kommt etwas derartiges ganz bestimmt nicht vor, und würde ich es hier für ein Ding der Unmöglichkeit halten, daß aus dem der Spalthälfte angelagerten Dottermaterial sich Ursegmente herausdifferenzieren sollten.

4. Zerlegung des Eimaterials derart, daß Mehrfachentwickelung die Folge ist.

Wie schon Richard Hertwig im 2. Abschnitt des 2. Kapitels, welcher vom Furchungsprozeß handelt, näher auseinandergesetzt hat, sind die ersten Embryonalzellen, welche durch Teilung des Eies entstehen, ihrer Anlage nach gleich; sie können getrennt voneinander wieder einen vollständigen Embryo, wie er sich normalerweise aus dem Ei entwickelt, auch für sich hervorbringen; sie sind, wie Driesch es ausgedrückt hat, totipotent. Hierdurch ist die Möglichkeit gegeben, daß aus einem Ei anstatt eines einfachen Embryos, wie es die Norm ist, sich gleichzeitig ihrer mehrere entwickeln. Es müssen nur abnorme Bedingungen in der Entwickelung eintreten, durch welche bei der Furchung des Eies die Embryonalzellen veranlaßt werden, sich anstatt zu einer Einfachbildung zu einer Mehrfachbildung zusammenzufügen. Bei vielen Wirbeltieren ist man imstande gewesen, durch künstliche Eingriffe in die Befruchtung, namentlich aber in den Furchungsprozeß, solche Bedingungen zu schaffen. Richard Hertwig hat bereits in dem von ihm bearbeiteten Kapitel über mehrere derartige Fälle berichtet, die ich in Kürze noch einmal zusammenstelle.

Wilson (L. K. IV, 1893) hat durch Schütteln von Eiern des Amphioxus auf dem Stadium der Zweiteilung die beiden ersten Embryonalzellen aus ihrem normalen Zusammenhange gebracht, derart, daß sie an ihren Berührungsflächen sich mehr oder minder voneinander trennten oder an einander verschoben (vergl. p. 594—596).

Bataillon erhielt Mehrfachbildungen aus Eiern von Petromyzon fluviatilis, wenn er sie auf dem Stadium der Vierteilung für einige Zeit in 1-proz. Kochsalzlösung oder 10-proz. Zuckerlösung brachte. Hier ist es wohl die Wasserentziehung, welche das feste Zusammenhaften der Embryonalzellen an den Berührungsflächen aufhebt und eine Lockerung und teilweise Isolierung derselben von einander herbeiführt (s. p. 599).

Oscar Hertwig (L. K. IV, 1893), Herlitzka (L. K. IV, 1895 u. 1897) und Spemann (L. K. IV, 1902) haben durch Umschnürung mit einem Seidenfaden die beiden ersten Teilhälften von Tritoneiern von einander teilweise zu trennen gesucht und haben auch Herlitzka und Spemann in einer Zahl von Fällen Verdoppelungen (Fig. 655) zu stande gebracht (s. p. 633—635).

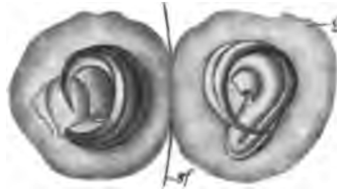


Fig. 655. Ein Ei von Triton cristatus, bei welchem auf dem Zweiteilungsstadium die zwei Zellen durch Umschnürung mit einem Seidenfaden getrennt wurden und sich infolgedessen zu zwei selbständigen Embryonen entwickelten. Nach Herlitzka.

Durch Benutzung der Schwerkraft haben O. Schultze (L. K. IV, 1894), Wetzel (L. K. IV, 1895, 1896), Chiarugi (L. K. IV, 1898)

und Tonkoff (L. K. IV, 1900) das gleiche Ziel erreicht. In Zwangslage befindliche Eier von Rana, Salamandrina und Triton wurden auf dem Zweiteilungsstadium umgekehrt, so daß die leichtere animale Eihälfte nach abwärts gerichtet war. Die Folge des Eingriffes war, daß in jeder Teilhälfte sich wieder die leichteren und schwereren Substanzen ihrer Schwere nach umzuordnen suchten und daß hierbei im gegenseitigen Zusammenhang der beiden Hälften eine Störung und Lockerung hervorgerufen wurde, in Folge dessen sich jede Teilhälfte zu einem Embryo entwickelte und mit der andern zu einer Doppelbildung verband (Fig. 656 u. 657) [p. 635—637].

Fig. 656.

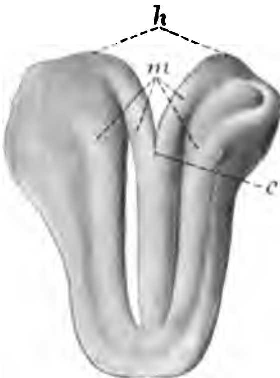


Fig. 657.

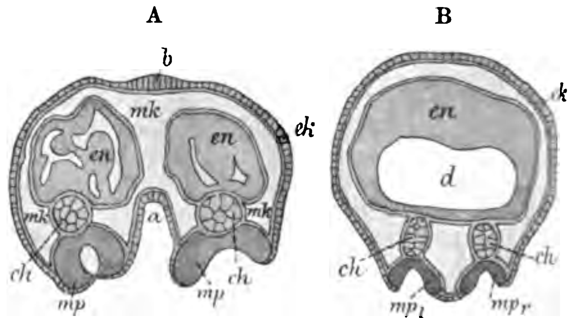


Fig. 656. Ei von Rana fusca nach der beschriebenen Methode behandelt. Nach Wetzel. Aus jeder Eihälfte ist ein Embryo mit Medullarwülsten entstanden. Beide Embryonen zeigen Rückenmark und Chorda getrennt, sind dagegen in der Bauchgegend verschmolzen. *h* getrennte Kopfenden. *m* Medullarwülste. *c* Linie, in der die median gelegenen Medullarwülste zusammentreffen.

Fig. 657 A u. B. Zwei Querschnitte durch die in Fig. 656 abgebildete Doppelmißbildung. Nach Wetzel. A Querschnitt durch vorderes Ende, B weiter nach hinten von A. *a* Rinne zwischen beiden Doppelembryonen. *ch* Chorda. *en* Darmdrüsenblatt. *ek* äußeres Keimblatt. *d* Darm. *mp* Medullarplatte. *mk* mittleres Keimblatt.

Mag nun durch diesen oder jenen Eingriff in dieser oder jener Weise der normale Zusammenhang der beiden ersten Embryonalzellen verändert worden sein, das Ergebnis im Laufe der weiteren Entwickelung ist im großen und ganzen ein ziemlich ähnliches. Aus jeder der beiden ersten Hälften entsteht durch fortgesetzte Teilung ein Haufen kleiner Embryonalzellen, der eine gewisse Selbständigkeit für sich bewahrt und gewissermaßen ein eigenes Bildungscentrum darstellt. Dies giebt sich im weiteren Verlauf daran zu erkennen, daß in jedem Zellenhaufen eine eigene Keimblasenhöhle und später eine eigene Gastrulaeinstülpung entsteht (Fig. 658). Jede Gastrula wird dann zu einem Embryo mit Nervenrohr, Chorda und Ursegmenten.

Die in eine gemeinsame Eihülle eingeschlossenen und von einer einfachen Eizelle abstammenden Doppelembryonen können in verschiedener Weise zu einander orientiert und bald in größerer, bald geringerer Ausdehnung an den Berührungsflächen untereinander verwachsen sein. Es wird dies von der verschiedenen Art der Verlagerung der ursprünglichen beiden Teilhälften des Eies abhängen.

Wie verschieden die Lage der beiden Komponenten der Doppelgastrula zum Beispiel sein kann, zeigt eine Zusammenstellung der Produkte, welche 4 auf dem Stadium der Zweiteilung geschüttelte Eier von Amphioxus geliefert haben (Fig. 659). Die von WILSON aus derartig verschiedenen Doppelgastrulae gezüchteten Doppelembryonen mit Rückenmark, Chorda und vielen Ursegmenten zeigen auch dementsprechende, verschiedene Lagen zu einander.

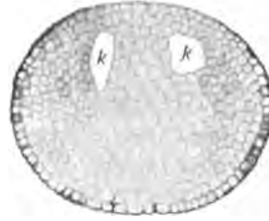


Fig. 658. Schnitt durch ein komprimiertes und nach Beginn der ersten Furche gedrehtes Ei von Rana fusca auf dem Blastulastadium nach Aufhebung der Kompression. Nach WETZEL. *k* Keimhöhle.

Bei den kleinen, mit geringen Mengen von Dotter ausgestatteten Eiern der Wirbeltiere sind spontan entstandene, das heißt, ohne experimentelle Eingriffe veranlaßte Mehrfachbildungen außerordentlich

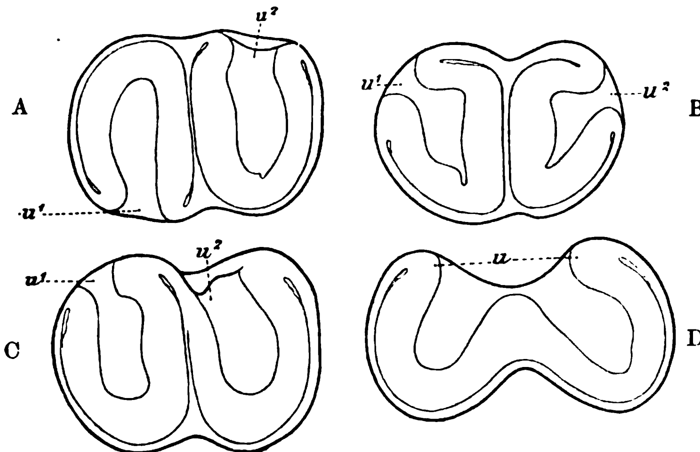


Fig. 659 A—D. Vier Doppelgastrulae von Amphioxus (A, B, C, D) entstanden durch Schütteln des Eies auf dem Stadium der Zweiteilung, 7 Stunden nach der Befruchtung. Nach WILSON (L. K. IV, 1893). u^1, u^2 nach verschiedenen Richtungen orientierter Urmund der zwei aus je einer Eihälfte entstandenen Gastrulae. *u* gemeinsamer Urmund zweier Gastrulae.

selten, bei manchen Klassen überhaupt noch nie beobachtet worden, dagegen sind sie relativ häufige Befunde bei manchen untersuchten Arten von Knochenfischen und Vögeln, besonders bei der Forelle und beim Hühnchen.

Bei Vergleichung der Mehrfachbildungen der verschiedenen Wirbeltierklassen untereinander, läßt sich leicht eine Angabe bestätigen, die schon HUNTER gemacht hat, „daß jeder Tierart eine eigene Art von Mißbildung besonders eigentümlich sei“. — RAUBER (L. K. IV, 1877—1883) hat diese Verschiedenheiten mit gutem Erfolg aus Unterschieden in der normalen Entwickelung zu erklären versucht. „Die verschiedenen räumlichen Beziehungen zwischen Ei und Embryonalanlage“, bemerkt er, „die Verschiedenheit in dem Maße der Verwendung des Keimrings für die Embryonalanlage, das Vorhandensein

totaler oder partieller Furchung, diese Verhältnisse sind es, welche die wesentlichen Unterschiede auch der Mehrfachbildungen der verschiedenen Wirbeltierabteilungen bedingen, ohne daß das Wesen der Mehrfachbildungen dabei eine Aenderung erleidet.“ In ansprechender Weise hat Rauber von diesem Prinzip ausgehend eine Erklärung für die eigentümlichen Charaktere der Mehrfachbildungen bei den Knochenfischen gegeben.

Die Mehrfachbildungen bei Knochenfischen.

Die weitaus häufigste Form von Doppelmißbildung bei den Teleostiern ist die Duplicitas anterior. Man findet in einem Ei einen Embryo zusammengesetzt aus 2 vollständig normal entwickelten, mit Kopf versehenen, vorderen Körperenden, die sich nach hinten in einen gemeinsamen einfachen Rumpf- und Schwanzabschnitt vereinigen (Fig. 660 C). Hierbei können mannigfache Unterschiede vorkommen, je nachdem die gemeinsame einfache Körperstrecke des Doppelembryos kleiner oder größer ausgefallen ist. In einem extremen Fall sind nur

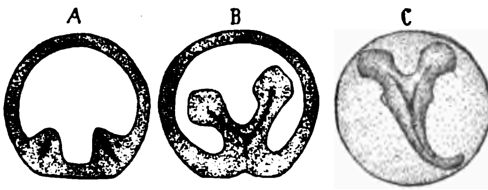


Fig. 660 A—C. Schema einer doppelten Embryonalanlage und einer daraus entstehenden Doppelmißbildung mit Duplicitas anterior der Forelle. Nach Rauber aus Kollmann (A. L. II, 1898, Fig. 84). A Doppelte Embryonalanlage am Randwust, B Wachstum von A, C Vollendung der Doppelbildung.

die Köpfe doppelt und sitzen einem äußerlich einfachen Rumpf mit einfachem Schwanzende auf. Im anderen Extrem der Duplicitas anterior sind 2 vollständig normal entwickelte Embryonen vorhanden, die nur mit ihren Schwanzenden eine kurze Strecke weit zusammenhängen. Zwischen diesen höheren und geringeren Graden der Verschmelzung lassen sich alle möglichen Uebergänge beobachten.

Endlich sind bei den Knochenfischen, allerdings nur selten, noch Doppelbildungen beobachtet worden, die man Gastrodidymi oder Omphalodidymi genannt hat. Man findet 2 in ihrer ganzen Länge getrennte, vollständige embryonale Körper mit wohlentwickeltem Kopf und Schwanzende entweder von gleicher oder etwas verschiedener Größe; untereinander hängen sie nur durch einen gemeinsamen Dottersack zusammen. Die Verwachsung beschränkt sich also nur auf ihre Bauchflächen. Sie sind stets so zu einander orientiert, daß ihre Kopf- und Schwanzenden in der gleichen Richtung liegen, daß die Rückenflächen voneinander abgewandt, die Bauchflächen einander zugekehrt sind, daß sie ferner mit ihren Längsachsen parallel auf entgegengesetzten Hälften der Dotterkugel liegen.

Eine im allgemeinen gelungene Erklärung hat Rauber in seiner Radiationstheorie der Mehrfachbildungen gegeben, ausgehend von Untersuchungen, die ihn gelehrt hatten, daß im Ei schon auf sehr frühen Stadien die Bedingungen für 2 oder 3 Anlagen vorhanden sind. Wenn die Keimscheibe noch sehr klein ist, beobachtete er an ihrem Rand, welchen er in ganzer Ausdehnung als Urmund betrachtet (Fig. 660 A), das Auftreten mehrerer Anlagen, die von ihm auch „Vorstöße des Keimrings“ genannt werden und sich zu den Kopfenden

der Mehrfachbildungen entwickeln. Indem Rauber die Konkrescenztheorie von His annimmt, nach welcher der embryonale Körper durch Vereinigung des Keimrings (Konjunktion) entsteht, folgert er aus ihr, daß sich die 2 oder vielen Anlagen abweichend vom gewöhnlichen Entwickelungsverlauf in das Keimscheibengebiet, namentlich aber in den Keimring, bei ihrem weiteren Wachstum teilen müssen. Hierbei müssen je nach der Stellung, welche die mehrfachen Anlagen am Keimring einnehmen, je nachdem sie näher oder entfernter voneinander liegen, die oben erwähnten, verschiedenen Formen der Monstra hervorgehen.

Bei der genaueren Erklärung dieser Geschehnisse bezeichnet Rauber das kleinere Verbindungsstück des Keimrings zwischen 2 Embryonalanlagen als die innere Zwischenstrecke von dem übrigen größeren Teil, der äußeren Zwischenstrecke. Verwachsung der beiden Embryonalanlagen tritt von dem Augenblicke ein, wenn infolge des konjunktiven Wachstums des Keimrings die innere Zwischenstrecke ganz aufgebraucht ist. Je näher die beiden Embryonalanlagen am Keimring zu einander entstanden sind, je kleiner also die innere Zwischenstrecke zwischen ihnen ausgefallen ist, um so kleiner fällt der verdoppelte Körperabschnitt, um so größer der einfache Körperabschnitt aus, und umgekehrt. Wenn daher die Embryonalanlagen an den einander diametral entgegengesetzten Rändern des Keimrings auftreten, und die äußere und innere Zwischenstrecke gleichgroß sind, so wird die Hälfte des Keimrings von jedem Embryo durch Konkrescenz aufgebraucht, und es entwickeln sich auf diesem Wege die oben erwähnten, vollständig getrennten, nur durch den Dottersack verbundenen Doppelembryonen, die Omphalodidymi.

In meinem Aufsatze „Urmund und Spina bifida“ (L. K. IV, 1892), in welchem auch die Entstehung der Mehrfachbildungen eingehend besprochen worden ist, habe ich die Radiationstheorie von Rauber mit einigen Modifikationen angenommen. Die Modifikationen sind notwendig geworden dadurch, daß ich, wie schon früher auseinandergesetzt wurde, eine andere Stellung als Rauber zur Konkrescenztheorie von His einnehme und auch eine andere Ansicht als er von der Beschaffenheit des Keimringes habe. Rauber betrachtet den ganzen Keimscheibenrand als Urmundrand. Er läßt daher die Mehrfachbildungen sich aus einer einfachen Gastrula entwickeln, aus einer Gastrula, an welcher sich zuwider dem normalen Verlauf zwei oder drei Medullaranlagen bilden. An mehreren Stellen seiner grundlegenden Abhandlungen erklärt er ausdrücklich: „So entwickelt sich bei den Mehrfachbildungen aus einer einfachen Gastrula eine mehrfache Neurula.“

Dagegen suchte ich die Lehre zu begründen, daß die Mehrfachbildungen auf mehrfache Gastrulaeinstülpungen zurückzuführen sind, und nannte sie daher die Gastrulationstheorie der Mehrfachbildungen. Eine Bestätigung erfuhr meine Auffassung durch die Experimente von Wilson und kürzlich durch eine Beobachtung von Schmitt. Die Experimente von Wilson (L. K. IV, 1893) beziehen sich zwar auf ein anderes Objekt, die Eier von Amphioxus, zeigen aber immerhin so deutlich wie sonst nirgends, daß schon die Doppelbildung auf dem Gastrulastadium (Fig. 659) vollkommen ausgeprägt ist, und daß durch die Stellung der Zwillingsgastrulae zu einander verschiedene Formen der Doppelem-

bryonen zu stande kommen müssen. Eine direkte Bestätigung meiner Ansicht hat dagegen Schmitt (L. K. IV, 1902) geliefert, welcher an einer sehr jungen Keimscheibe der Forelle zwei getrennte Gastrulaeinstülpungen nachweisen konnte.

Um zu erläutern, wie durch die Gastrulationstheorie der Mehrfachbildungen die Rauber'sche Lehre modifiziert wird, bediene ich mich der Schemata Fig. 661.

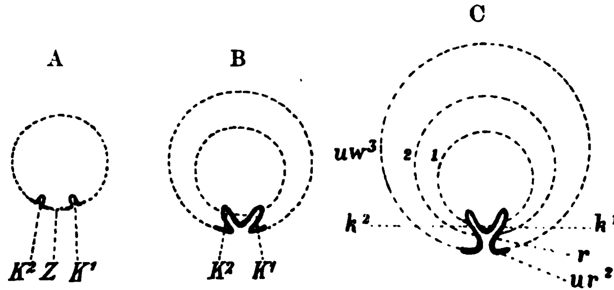


Fig. 661 A—C. 3 Schemata zur Erläuterung der Entstehung einer Doppelmißbildung des Lachses aus 2 Gastrulaeinstülpungen. k^1, k^2 rechte und linke Kopfanlage einer Doppelbildung. z Zwischenstück. Nach Hertwig (L. K. IV, 1892).

Im Schema A sind am Keimhautrand in geringer Entfernung voneinander durch Umschlag zwei Einstülpungen entstanden und haben, indem sich ihre Einstülpungsränder in der bekannten Weise in der Richtung eines Radius zusammengelegt haben, zwei vordere Embryonalanlagen (k^1 und k^2) gebildet. An den die zwei Gastrulaeinstülpungen trennenden Teilen des Keimhautrandes der inneren (z) und der äußeren Zwischenstrecke von Rauber müssen wir wieder unterscheiden den an jede Embryonalanlage angrenzenden Abschnitt, der allmählich in Urmundrand umgewandelt und zur Embryobildung weiter aufgebraucht wird, und den Umwachsungsrand, der als punktierte Linie dargestellt ist. Je geringer nun die Entfernung zwischen den zwei in Ausbildung begriffenen Embryonalanlagen ist, um so früher muß die innere Zwischenstrecke zur Vergrößerung der von links und rechts sich ausdehnenden Urmundränder aufgebraucht und letztere zur medianen Vereinigung gebracht werden. Infolgedessen müssen jetzt auch die ursprünglich getrennt entstandenen, doppelten Gastrulahöhlen nach hinten in einen gemeinsamen Hohlraum zusammenfließen, und ebenso müssen sich die Embryonalanlagen mit ihren hinteren Enden immer mehr nähern bis zu vollständiger Vereinigung. Aus Schema A ist Schema B hervorgegangen.

Im weiteren Verlauf können nun die Urmundränder sich auf Kosten des Umwachsungsrandes nur noch auf der lateralen Zwischenstrecke vergrößern; sie verhalten sich jetzt genau wie die Randteile einer einfachen Gastrula und legen sich dementsprechend allmählich in der Medianebene zur Bildung eines einfachen Rumpfteiles zusammen, wie in Schema B und C dargestellt ist.

Gegen die Rauber'sche Theorie, sowie überhaupt gegen die Konkrescenztheorie der Doppelembryonen hat sich in letzter Zeit F. Schmitt (L. K. IV, 1902) ausgesprochen. Als Gegengrund führt er an, daß, wenn bei Duplicitas anterior die Verschmelzung zu einem einfachen Rumpf äußerlich eingetreten sei, doch ausnahmslos noch im Innern bei Untersuchung auf Schnitten eine partielle Verdoppelung nachzuweisen sei, welche erst allmählich weiter caudalwärts schwinde. „Ich habe gesehen", bemerkt Schmitt, gestützt auf die Untersuchung von Schnittserien durch 30 Doppelembryonen, „daß die Hinterenden

der Embryonen, sobald sie zusammentreffen, miteinander verwachsen, daß alsdann die Keimblätter des einen Embryos in der Symmetrieebene ohne Grenze übergehen in die entsprechenden des anderen, daß jeder Embryo nicht als Halbbildung, sondern als Ganzbildung nach rückwärts weiterwächst, und daß dann alsbald die innenständigen Seiten, besonders die innenständigen Mesoderme, beträchtlich schwächer ausgebildet werden als die außenständigen."

Ich gebe zu, daß die von Schmitt hervorgehobenen Thatsachen, sowie auch andere durch Kopsch experimentell ermittelte Verhältnisse sich mit der Konkrescenztheorie von His, die auch Rauber seiner Erklärung zu Grunde gelegt hat, nicht vereinbaren lassen. Die Konkrescenztheorie von His versagt, weil nach ihr sich in schematischer Weise bestimmte Punkte des Keimringes der einen Seite mit solchen der anderen Seite zur Herstellung bestimmter Abschnitte des embryonalen Körpers verschmelzen sollen.

Nach der Darstellung jedoch, die ich in der Urmundtheorie gegeben habe, liegt das Verhältnis wesentlich anders. Nach ihr findet ein von vorn nach hinten allmählich fortschreitender Umwandlungsprozeß statt, bei welchem das an den Urmund angrenzende Zellenmaterial des Umwachsungsrandes zur weiteren Vergrößerung desselben verwandt wird, bei welchem ferner die auf das jüngst gebildete Ende des Embryos folgende Urmundstrecke zum Längenwachstum desselben aufgebraucht und in verschiedene Organe differenziert wird. Hierbei kann das Zellenmaterial in den einzelnen Fällen je nach den Bedingungen, in die es gerät und die bei der Entstehung von Mehrfachbildungen andere sind als bei der normalen Entwickelung, in sehr verschiedener Weise zur Organdifferenzierung dienen.

In meinem Lehrbuch „Die Zelle und die Gewebe" (Teil II, p. 153) habe ich die Doppelmißbildungen mit als ein sehr wertvolles Beweismaterial für die Lehre aufgeführt, daß die Embryonalzellen nicht von vornherein für bestimmte Aufgaben im Entwickelungsprozeß specifiziert, sondern, wie sich Driesch ausdrückt, totipotent sind, also je nach den Umständen zum Aufbau dieses und jenes Organes und Gewebes verwandt werden können. „Wer nur irgendwie", bemerkte ich an der angeführten Stelle, „mit den Grundprozessen bekannt ist, durch welche sich die Entwickelung eines Tieres vollzieht, wird einsehen, daß die Gesetzmäßigkeiten, welche in der außerordentlich regelmäßigen Zusammenpassung der korrespondierenden Organe der linken und der rechten Körperhälfte auch bei den Doppelmißbildungen zu beobachten sind, sich allein aus Wachstumskorrelationen begreifen lassen, das heißt aus den Beziehungen, in welche die vorhandenen, bestimmt gelagerten Embryonalzellen durch den Entwickelungsprozeß gebracht werden. Alle Präformationshypothesen versagen hier ihren Dienst oder müssen mit Zusatzhypothesen derart beladen werden, daß sie auch dadurch in das Gegenteil verwandelt werden."

Von meinem Standpunkte aus läßt sich die von Schmitt betonte Thatsache, daß jeder der beiden Embryonen noch eine Zeit lang nicht als Halbbildung, sondern als Ganzbildung nach rückwärts weiterwächst, auch nachdem ihre Hinterenden zusammengetroffen und miteinander verschmolzen sind, leicht erklären und steht zu meiner Auffassung in keinem Widerspruch. Beide Embryonen besitzen ja an der Stelle, wo sie zusammentreffen, einen gemeinsamen Urmundrand, der sich, wie Schema Fig. 661 B zeigt, wie ein Keil zwischen die jetzt gleichfalls näher aneinander gerückten, lateralen Urmundstrecken dazwischenschiebt.

Der Urmundrand stellt nun eine Wachstumszone dar, an welcher alle 3 Keimblätter zusammenstoßen und Zellen liegen, die sich in Rückenmark, Chorda und Ursegmente differenzieren. Solange also noch ein Stück dieses keilförmig vorspringenden Urmundrandes bestehen bleibt, wird es nach links und rechts an die äußerlich vereinten beiden Embryonen Zellenmaterial abgeben, das sich mit den lateral gelegenen Urmundstrecken verbindet und zum getrennten Weiterwachsen ihrer Achsenorgane verwandt wird. Ein Ersatz für das zum Organwachstum verwandte Material des Keiles kann jetzt freilich nicht mehr vom Umwachsungsrand her herangezogen werden, da er an der medialen Zwischenstrecke schon vollständig aufgebraucht ist. Aber eine Ergänzung, wenn auch in unvollständiger Weise, kann noch durch fortwährende Vermehrung des indifferenten Zellenmaterials des keilförmigen Urmundrestes geschehen, wobei es sich vom Dotter her ernährt. Dasselbe findet ja auch später statt, wenn sich die Schwanzknospen gebildet haben, die ebenfalls eine von der Umgebung isolierte Wachstumszone darstellen, von welcher das spätere Längenwachstum der Achsenorgane ausgeht und fortwährend neue Ursegmente geliefert werden.

Erst von der Zeit an, wo der Urmundkeil aufgebraucht ist, wird das hintere Ende der Duplicitas anterior, welches äußerlich schon vorher einfach geworden war, auch innerlich in allen seinen Organen einfach werden. Denn erst von diesem Moment an können linke und rechte laterale Urmundlippe zu einfacher Naht zusammentreten. Im übrigen wird wahrscheinlich das Einfachwerden vom Rückenmark und Chorda und das Ausfallen der beiden medialen Reihen der Ursegmente sich zu verschiedenen Zeiten vollziehen. Somit trifft der Einwurf von Schmitt zwar die Konkrescenztheorie, aber nicht die Urmundtheorie der Doppelmißbildungen in der von mir gegebenen Fassung.

Außer auf seine Beobachtungen von Doppelmißbildungen beruft sich Schmitt bei Erhebung seiner Einwürfe auch auf das Ergebnis der Experimente, welche Kastschenko (L. K. IV, 1888) und Rückert, Morgan (L. K. IV, 1893) und Kopsch (L. K. IV, 1896 u. 1898) an Fischeiern angestellt haben. „Morgan“, bemerkt er, „durchschnitt an Eiern von Fundulus den Randwulst an einer Seite der ersten Embryonalanlage oder er sengte ihn ab; auch Kopsch tötete an Forellenkeimen, deren Randknospe schon deutlich war, die entsprechende Stelle des Randwulstes, so daß der abgetrennte Randwulst sich nicht mehr mit dem anderen in der Medianebene des Embryos vereinigen konnte. Es entstanden trotzdem ganze Embryonen, es waren aber bei diesen die Organe der operierten Seite, besonders die Urwirbel, schwächer ausgebildet als die der anderen Seite“ (L. K. IV, 1892, p. 79).

Es ist daher am Platze, auch an dieser Stelle noch einmal auf die Experimente zurückzukommen, deren schon früher (p. 980) gedacht wurde. Daß sie gegen die Konkrescenztheorie in der Fassung von His sprechen, gebe ich ohne weiteres zu unter Hinweis auf das hierüber bei den Doppelbildungen Gesagte (p. 989). Dagegen stehen sie zu der Urmundtheorie in der von mir gegebenen Fassung so wenig in Widerspruch, daß sie vielmehr als ein Beweis für ihre Richtigkeit verwertet werden können.

Wenn Kopsch den Keimscheibenrand namentlich auf jüngeren Stadien in unmittelbarer Nähe der Embryonalanlage auf einer Seite zerstörte, so unterblieb auf der operierten Seite das Längenwachstum

des Embryos, während es auf der unverletzten Hälfte einen weiteren Fortgang nahm. Infolgedessen wurde der nach der Operation entwickelte Rumpfabschnitt, welcher sich an den normal gebauten, bilateralen Kopfabschnitt anschließt, eine Halbbildung oder ein Hemiembryo (Roux), zusammengesetzt aus einem halben Rückenmark, einer halben Chorda, einer einzigen Reihe von Ursegmenten. Fig. 662 liefert so ein Beispiel für den Erfolg einer derartigen Operation am Keim eines Scyllium, Fig. 663 an einem Salmonidenkeim.

Fig. 662.

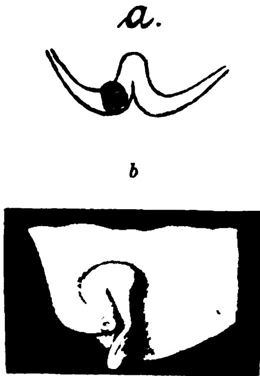


Fig. 663.

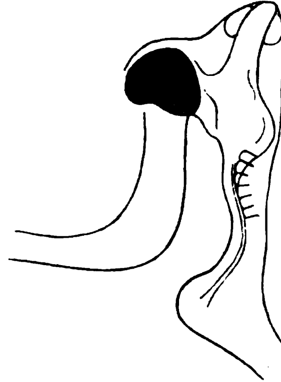


Fig. 662. Keimscheibe von Scyllium canicula. a Stadium, auf welchem operiert wurde. Vergr. 10:1. b Derselbe Embryo 3 Tage nach der Operation. Vergr. 10:1. Nach Kopsch (L. K. IV, 1898, Fig. 9).

Fig. 663. Salmonidenkeim, operiert am Keimring in geringer Entfernung von der Mittellinie bald nach Ausbildung der ersten Embryonalanlage (innerhalb des in Fig. 653 durch Schraffierung bezeichneten Bezirks). Nach Kopsch (L. K. IV, 1896, Fig. 7).

Nach der Ausdrucksweise von Kopsch ist durch die Operation die Wachstumszone für Rumpf und Schwanz auf der einen Körperhälfte zerstört worden. Morphologisch ausgedrückt ist nun aber die Wachstumszone von Kopsch nichts anderes als der noch undifferenzierte Urmundrand. Wenn dieser auf der operierten Seite vollständig zerstört ist, so hört hier natürlich die Möglichkeit einer Umwandlung in Rückenmark, Chorda und Ursegmente auf, während auf der anderen Seite der erhalten gebliebene Urmund sich in derselben Weise wie bei Embryonen mit Spina bifida fortentwickelt, also eine halbe Medullarplatte, eine halbe Chorda und nur eine Reihe von Ursegmenten liefert.

Einen Teil der von Roux und mir beschriebenen Hemiembryonen, die aus Froscheiern nach Verletzung oder Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln gezüchtet wurden, habe ich (L. K. IV, 1893) in derselben Weise erklärt (vergl. auch p. 976).

Andere Ergebnisse erhielt Kopsch bei der Operation, wenn eine Strecke des Keimscheibenrandes in größerer Entfernung von dem hinteren Ende der in Entwickelung begriffenen Embryonalanlage zerstört wurde (Fig. 664—666). Dann vergrößerte sich der Embryo nach hinten als Ganzbildung weiter, und nur bei der Umwachsung des Dotters bildete sich ein mehr oder minder umfangreiches Feld des Defektes aus.

In diesen Fällen ist die Zerstörung, wenn ich mich der von mir eingeführten Ausdrücke bediene, entweder in den Bereich des Um-

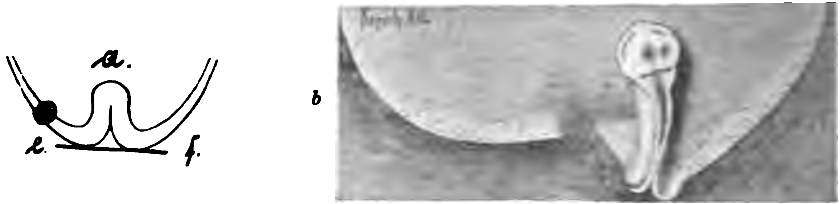


Fig. 664. Embryo von Scyllium canicula. a Stadium, auf welchem der Embryo b operiert wurde. Die Operationsstelle ist durch Strichelung bezeichnet. Vergr. 10 : 1. b Der operierte Embryo 2 Tage nach der Operation. Vergr. 10 : 1. Nach Kopsch (L. K. IV, 1898, Fig. 7).

Fig. 665.

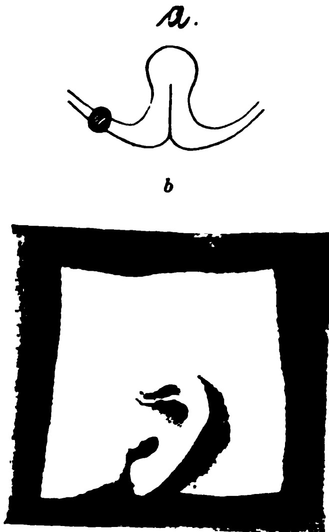


Fig. 666.

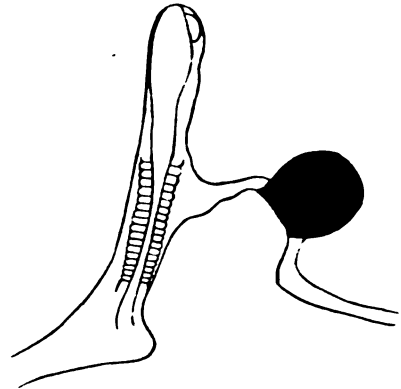


Fig. 665. Embryo von Scyllium catulus. a Stadium, auf welchem operiert wurde. Vergr. 10 : 1. b Derselbe Embryo 5 Tage nach der Operation. Vergr. 10 : 1. Nach Kopsch (L. K. IV, 1891, Fig. 8).

Fig. 666. Salmonidenkeim, operiert am Keimring in größerer Entfernung von der Mittellinie (außerhalb des in Fig. 653 durch Schraffierung bezeichneten Bezirks) bald nach Ausbildung der ersten Embryonalanlage. Nach Kopsch (L. K. IV, 1896, Fig. 8).

wachsungsrandes oder nur in einen vom Embryo weiter seitwärts gelegenen Teil des Urmundrandes gefallen. Mag dieses oder jenes erfolgt sein, immer geht die Embryonalanlage beiderseits noch an ihrem hinteren Ende in undifferenzierten Urmundrand über, also in Material, aus dem die Kosten der Weiterentwickelung bestritten werden können.

Dabei zeigt sich häufig, daß die Ergänzung des Zellenmaterials, welches durch die nach vorn erfolgende Differenzierung des Urmundrandes aufgebraucht wird, zwar auf der gesunden Seite durch Heranziehung neuer Abschnitte des Umwachsungsrandes in ungestörter

normaler Weise vor sich geht, auf der operierten Seite dagegen auf Schwierigkeiten stößt. Hier liegt dasselbe Verhältnis vor, wie bei den Doppelbildungen an dem Teil des Urmundrandes, welcher sich als Keil zwischen die lateralen Urmundgebiete trennend hineinschiebt (Fig. 661). Man beobachtet häufig eine schwächere Entwickelung der Embryohälfte, welche der operierten Seite angehört, namentlich aber eine allmähliche Größenabnahme der Ursegmente. Zum Ersatz reicht eben das Eigenwachstum der undifferenzierten Strecke am hinteren Ende des Embryos nicht vollkommen aus, die Heranziehung von seitlich gelegenem Zellenmaterial aber ist durch die Operationsstelle, wenn nicht ganz unmöglich gemacht, so doch wenigstens erschwert worden.

Also auch hier kann ich keinen Widerspruch zwischen der Theorie und dem Ergebnis der Experimente erblicken. (Man vergl. auch die Bemerkung auf p. 982.)

Die Mehrfachbildungen bei Vögeln (Reptilien).

Ein ganz anderes Aussehen als bei den Fischen bieten die häufig beobachteten Mehrfachmißbildungen bei den Vögeln dar. Der Grund hierfür ist, wie schon früher erwähnt wurde, in der großen Verschiedenheit zu suchen, wie sich die ersten Entwickelungsprozesse in den beiden Klassen der Wirbeltiere vollziehen, vornehmlich aber in dem Umstand, daß der Gastrulationsprozeß der Vögel nicht vom Keimhautrand ausgeht.

Wer die Beschreibungen und Abbildungen von Dareste (L. K. IV, 1877), Panum (L. K. IV, 1860), Rauber (L. K. IV, 1878), Gerlach (L. K. IV, 1882), Klaussner (L. K. IV, 1890) und anderen näher durchsieht, wird finden, daß sehr häufig innerhalb eines gemeinsamen hellen Fruchthofes 2 oder 3 voneinander getrennte, mehr oder minder weit entwickelte Embryonen vorkommen. Dabei sind stets die Köpfe nach dem Centrum des hellen Fruchthofes, die Schwanzenden nach dem Keimscheibenrand zu gerichtet, wie es dem schon von Rauber betonten Gesetze ihrer Entstehung nach der Fall sein muß. Die Achsen der Embryonalanlagen können zu einander den verschiedensten Einstellungswinkel zeigen. Zuweilen sind sie parallel gerichtet, wenn sie dicht nebeneinander liegen, oder sie bilden einen spitzen, öfters einen stumpfen Winkel miteinander. Endlich können sie auch so orientiert sein, daß die Achse des einen in die gerade Verlängerung des anderen fällt, die Köpfe nach dem Centrum, die Schwanzenden nach außen gekehrt (Oppositionsstellung).

Mißbildungen mit vorderer Verdoppelung (einfacher Rumpf mit 2 Köpfen), welche bei den Fischen die Regel sind, treten bei den Vögeln gegenüber den anderen Formen an Zahl sehr zurück.

Ohne Frage wird auch bei den Vögeln, an welche man die Reptilien und Säugetiere bei einer allgemeinen Betrachtung anschließen kann, der Grund für die Entstehung von Mehrfachmißbildungen in abnormen Verhältnissen auf sehr frühen Entwickelungsstadien zu suchen sein. Vom Hühnchen sind schon öfters Keimhäute beschrieben worden, in deren hellem Fruchthof 2 oder 3 getrennte Primitivstreifen angelegt waren. Bei Lacerta agilis hat Kopsch (L. K. IV, 1897), bei der Ringelnatter Wetzel (L. K. IV, 1900) eine Keimhaut mit Doppelgastrula beobachtet. Also auch hier ist die Vervielfältigung bis auf den Gastrulationsprozeß zurückzuführen, und aus der Eigentümlichkeit

desselben wird wie bei den Knochenfischen der besondere Charakter der Mehrfachbildung abzuleiten sein. Da indessen genauere Beobachtungen zur Zeit noch fehlen, kann hierauf nicht näher eingegangen werden.

Die erste Ursache zur Mehrfachentwickelung ist aller Wahrscheinlichkeit nach sogar noch in der Zeit vor der Gastrulation zu suchen. In dieser Beziehung sind gelegentliche Befunde von Interesse, welche Wetzel (L. K. IV, 1900) bei der Präparation zahlreicher frühester Keimstadien von Tropidonotus natrix erhalten hat. Auf einem gemeinsamen Dotter (Fig. 667) beobachtete er 4 dicht bei ein-

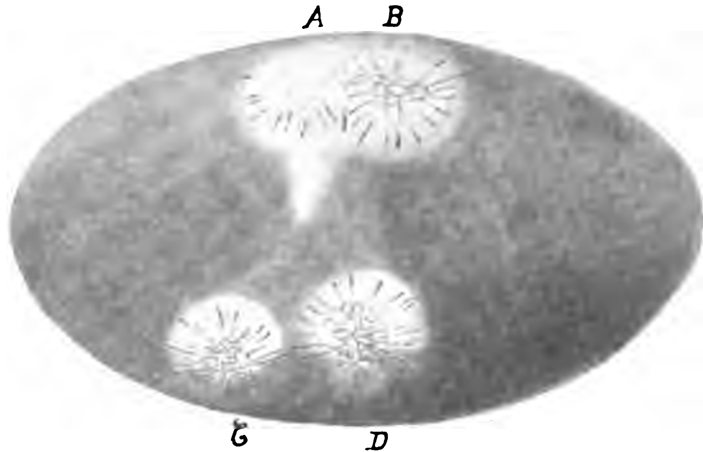


Fig. 667. Ei einer Ringelnatter mit 4 Keimscheiben auf dem groben Furchungsstadium. Vergr. ca. 1:5. Nach Wetzel (L. K. IV, 1900, Fig. 1).

ander gelegene Keimscheiben, die sich auf dem groben Furchungsstadium befanden und durch Bildungsdotter, der noch nicht in Segmente zerlegt war, in Verbindung standen. Es ist wohl sicher anzunehmen, daß beim weiteren Verlauf des Furchungsprozesses die 4 Zellenscheiben zu einer einzigen verschmolzen werden. Denn bei zweien derselben sieht man schon jetzt die durch Furchung entstandenen großen Randsegmente ineinander greifen, wie die stärkere Vergrößerung von *A* und *B* lehrt (Fig. 668). Wenn das Ei sich hätte weiter entwickeln können, würde, wie man wohl mit großer Wahrscheinlichkeit zu erwarten berechtigt ist, die aus 4 Furchungsmittelpunkten angelegte Keimhaut auch 4 Gastrulae und aus diesen wohl 4 Embryonen hervorgebracht haben.

Zum Schluß sei noch auf einen anderen auffälligen und interessanten Unterschied zwischen den Mehrfachbildungen von Knochenfischen und von Vögeln die Aufmerksamkeit gelenkt. Bei den Knochenfischen sind niemals Doppelbildungen mit sekundär verschmolzenem Kopfende und doppeltem, getrenntem Rumpf- und Schwanzende beobachtet worden; bei den Vögeln entwickeln sie sich häufig. Denn da die vorderen Enden der Primitivstreifen nach dem Centrum der Keimscheibe zu dicht zusammenliegen, sind, wie Gerlach (1882) bemerkt, „vorzugsweise die Bedingungen für eine Kollision der Kopfenden der beiden Embryonen gegeben“. Demgemäß findet man bei

den Doppelmißbildungen teils eine mehr oder minder tiefgehende Verschmelzung der beiden Köpfe, wodurch dieselben sogar als ein äußerlich zwar einfaches, dagegen in hohem Grade mißgestaltetes Gebilde

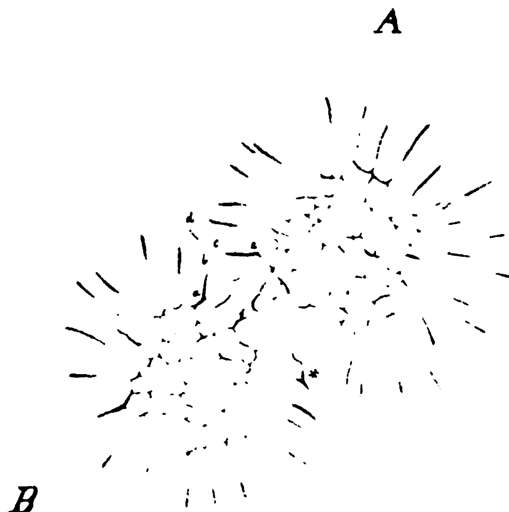


Fig. 668. Die 2 grob gefurchten Scheiben *A* und *B* des in Fig. 667 abgebildeten Eies stärker vergrößert, ca. 1 : 12. Nach WETZEL (L. K. IV, 1900, Fig. 2).

erscheinen können, teils aber auch nur einen mehr oberflächlichen Zusammenhang der beiden Köpfe, ferner der Hals- und Brustgegend. Bei den opponiert einstrahlenden Embryonalanlagen endlich treffen im Falle einer Verwachsung die Köpfe direkt aufeinander, woraus verschiedene Formen der Craniopagen resultieren. Zwischen der Verschmelzung der Kopfenden zweier Vogelembryonen und der Bildung eines einfachen hinteren Endes beim Doppelmonstrum eines Lachses besteht ein prinzipiell wichtiger Unterschied. Dort handelt es sich um ein sekundäres Zusammentreten bereits vollständig und normal angelegter Körperstrecken, hervorgerufen durch Raummangel, infolgedessen sich die Organe bei ihrem Wachstum gegenseitig beeinträchtigen. Hier dagegen handelt es sich um die Verschmelzung zweier Körperhälften, die sich zu einem normal beschaffenen Körperabschnitt ergänzen und insofern als Gegenstücke zu einander gehören.

Litteratur.

Assheton, Rich. *An experimental examination into the growth of the blastoderm of the chick. Proc. R. Soc. London. Vol. LX.* **1896.**

Banchi, Art. *Le anomalie della linea primitiva negli embrioni di Pollo. Monitore Zool. Ital. Anno VIII. p. 58 u. 142.* **1897.**

Barfurth. *Halbbildung oder Ganzbildung von halber Größe. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**
— *Ueber organbildende Keimbezirke und künstliche Mißbildungen des Amphibieneies. Anat. Hefte. Bd. III.* **1894.**
Bataillon, E. *Blastotomie spontanée et larves jumelles chez Petromyzon. C. R. Acad. Sc. Paris. T. CXXX.* **1900.**
— *Recherches expérimentales sur l'évolution de la lamproie (P. Planeri). Ebenda.* **1900*.**
— *Pression osmotique de l'œuf et polyembryonie expérimentale. Ebenda.* **1900†.**
— *La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XI.* **1901.**
— *Études expérimentales sur l'évolution des Amphibiens. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII.* **1901*.**
Bertacchini, P. *Morfogenesi e teratogenesi negli Anfibi anuri. 1. Serie: Blastoporo e doccia midollare. 2. Serie: Blastoporo e organi assili dorsali dell' embrione. Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVI.* **1899.**
— *Alcune considerazioni sul un embrione umano emicefalo con „spina bifida" e sulle principali teorie dello sviluppo normale e teratologiche. Ebenda.* **1899*.**
— *Esperienze sul potere rigenerativo delle prime cellule embrionali della Rana. Bull. de Soc. med. chir. di Modena. Anno III.* **1900.**
Born, G. *Ueber die Furchung des Eies bei Doppelbildungen. Breslauer ärztl. Zeitschr.* **1887.**
Chiarugi, G. *Produzione sperimentale di duplicità embrionali in uova di Salamandrina perspicillata. Monitore Zool. Ital. Anno IX.* **1898.**
Dareste. *Recherches sur la production artificielle de monstruosités ou essais de tératogénie expérimentale. Paris* **1877.** *2. Aufl.* **1891.**
Duval, M. *Pathogénie générale de l'embryon. Tératologia. Traité de pathol. génér. par Bouchard. Paris* **1895.**
Endres, H. *Ueber Anstichversuche an Froscheiern. Sitz.-Ber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur.* **1894.**
— *Ueber Anstich- und Schnürversuche an Eiern von Triton taeniatus. Ebendas.* **1895.**
— *Anstichversuche an Eiern von Rana fusca. Erster Teil. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II.* **1896.**
— *Zweiter Teil: Ergänzung durch Anstichversuche an Eiern von Rana escul. etc. Ebenda. Bd. II.* **1896**
Gerlach, Leo. *Die Entstehungsweise der Doppelmißbildungen bei den höheren Wirbeltieren. Stuttgart* **1882.**
Grundmann, E. *Ueber Doppelbildungen bei Sauropsiden. Anat. Hefte. Bd. XIV.* **1900.** *(Auch als Dissert. Gießen.)*
Gurwitsch, A. *Ueber die Einwirkung des Lithionchlorids auf die Entwickelung der Frosch- und Kröteneier. Anat. Anz. Bd. XI.* **1895.**
— *Ueber die formative Wirkung des veränderten chemischen Mediums auf die embryonale Entwickelung. Versuche am Frosch- und Krötenei. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. III.* **1896.**
Herlitzka, Amadeo. *Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell' uovo di tritone. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. II.* **1895.**
— *Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di tritone (Molge cristata). Ebenda. Bd. IV.* **1897.**
— *Ricerca sulla differenziazione cellulare nello sviluppo embrionale. Ebenda. Bd. VI.* **1897.**
Hertwig, Oscar. *Urmund und Spina bifida. Eine vergleichend-morphologische, teratologische Studie an mißgebildeten Froscheiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* **1892.**
— *Ueber den Wert der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryos. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLII.* **1893.**
— *Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwickelungsgeschichte. Die Entwickelung des Froscheies unter dem Einfluß schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Ebenda. Bd. XLIV.* **1895.**
— *Experimentelle Erzeugung tierischer Mißbildungen. Festschr. f. C. Gegenbaur. Leipzig* **1896.**
— *Ueber einige am befruchteten Froschei durch Centrifugalkraft hervorgerufene Mechanomorphosen. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Math.-phys. Kl.* **1897.**
— *Ueber den Einfluß der Temperatur auf die Entwickelung von Rana fusca und Rana esculenta. Ebenda. Bd. LI.* **1898.**
— *Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwickelungsgeschichte. 4. Ueber einige durch Centrifugalkraft in der Entwickelung des Froscheies hervorgerufene Veränderungen. Arch f. mikr. Anat. Bd. LV.* **1899.**

Hoffmann, E. *Ueber einen sehr jungen Anadidymus des Hühnchens.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. **1893.**

Kaestner, S. *Normale und abnormale Durchbrüche bei Wirbeltierembryonen, besonders an Vogelkeimscheiben.* Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Suppl. **1897.**

Kastschenko. *Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos.* Anat. Anz. Bd. III. **1888.**

Kathariner, L. *Ueber die bedingte Unabhängigkeit der Entwickelung des polar differenzierten Eies von der Schwerkraft.* Arch f. Entw.-Mech. Bd. XII. **1901.**

Klaussner. *Mehrfachbildungen bei Wirbeltieren.* München **1890.**

Kollmann, J. *Ueber Spina bifida und Canalis neurentericus.* Verh. d. Anat. Ges. 7. Vers. **1893.**

Kopsch, Fr. *Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden.* Verh. d. Anat. Ges. Berlin. **1896.**

— *Ueber eine Doppelgastrula bei Lacerta agilis.* Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. p. 646. **1897.**

— *Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scyllium-embryonen.* Verh. d. Anat. Ges. 12. Vers. **1898.**

— *Die Organisation der Hemididymi und Anadidymi der Knochenfische und ihre Bedeutung für die Theorieen über Bildung und Wachstum des Knochenfischembryos.* Internat. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. XVI. **1899.**

— *Ueber die Bedeutung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo und über die ihm homologen Teile bei den Embryonen der niederen Wirbeltiere.* Verh. des V. intern. Zoologenkongr. zu Berlin **1901.** Jena **1902.** Auch ersch. in Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. XIX. **1902.**

Lebedeff, A. *Ueber die Entstehung der Anencephalie und Spina bifida bei Vögeln und Menschen.* Virch. Arch. Bd. LXXXVI. **1881.**

Lereboullet, A. *Recherches sur les monstruosités du brochet observées dans l'œuf et sur leur mode de production.* Ann. sc. nat. Sér. 4. Zool. T. XX. **1863.**

Marwedel, G. *Ein Fall von persistierendem Urmund beim Menschen.* Beitr. z. klin. Chir. Bd. XXIX. **1901.**

Mitrophanow, P. J. *Experimentelle Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge bei Vögeln.* Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VI. **1897.**

Morgan, T. H. *Experimental studies on the Teleost eggs.* Anat. Anz. Jahrg. VIII. **1893.**

— *The formation of the fish embryo.* Journ. of Morph. Vol. X. **1895.**

— *Half-embryos and whole-embryos from one of the first two blastomeres of the frog's egg.* Anat. Anz. Bd. X. **1895*.**

— *The relation between normal and abnormal development of the embryo of the frog as determined by injury of the yolk-portion of the egg.* Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XV. **1902.** Auch ersch. in Bryn Mawr College Monographs. Vol. I. **1902.**

— and **Tsuda.** *The orientation of the frog's egg.* Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. XXXV. **1894.**

Oellacher. *Terata mesodidyma von Salmo salvelinus nebst Bemerkungen über einige andere an Fischen beobachtete Doppelmißbildungen.* Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. LXVIII. **1873.**

Panum. *Untersuchungen über die Entstehung der Mißbildungen, zunächst in den Eiern der Vögel.* Kiel **1860.**

— *Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Bedeutung der angeborenen Mißbildungen.* Virchow's Arch. Bd. LXXII. **1878.**

Peebles, Flor. *Some experiments on the primitive streak of the chick.* Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VII. **1898.**

Pflüger. *Ueber den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwickelung des Embryo.* Pflügers Arch. f. Phys. Bd. XXXI, XXXII u. XXXIV. **1883—84.**

Rauber, A. *Die Theorieen der excessiven Monstra.* Arch. f. pathol. Anat. Bd. LXXI. **1877;** Bd. LXXIII u. LXXIV. **1878.**

— *Giebt es Stockbildungen (Cormi) bei den Vertebraten?* Morph. Jahrb. Bd. V. **1879.**

— *Formbildung und Formstörung in der Entwickelung von Wirbeltieren.* Ebenda Bd. V. **1879** und Bd. VI. **1880.**

— *Zur Beurteilung der pluralen Monstra.* Arch. f. pathol. Anat. Bd. XCI. **1883.**

— *Schwerkraftversuche an Forelleneiern.* Ber. d. naturf. Ges. zu Leipzig **1884.**

Richter. *Ueber experimentelle Darstellung der Spina bifida.* Verh. d. Anat. Ges. **1888.**

Rondeau-Luzeau. *Action des chlorures en dissolution sur le développement des œufs de batraciens.* Thèse pour obtenir le grade de docteur de Lille. **1902.**

Roux, Wilh. *Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Leipzig* **1895.** *Besonders:*
— *Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln. Auch ersch. in Virchows Arch. Bd. CXIV.* **1888.**
— *Ueber die Lagerung des Materials des Medullarrohrs im gefurchten Froschei. Verh. d. Anat. Ges.* **1888*.**
— *Ueber das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Ebendas.* **1892.**
— *Ueber die Mosaikarbeit und neuere Entwickelungshypothesen. Anat. Hefte. Bd. II.* **1893.**
Schimkewitsch, W. *Ueber die Entwickelung des Hühnchens unter künstlichen Bedingungen. Anat. Anz. Bd. XX.* **1902.**
Schultze, Oscar. *Ueber die Bedeutung der Schwerkraft für die organische Gestaltung, sowie über die mit Hilfe der Schwerkraft mögliche künstliche Erzeugung von Doppelmißbildungen. Verh. d. Physik.-med. Ges. zu Würzburg. Bd. XXVIII.* **1894.**
— *Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. I.* **1894*.**
— *Ueber die unbedingte Abhängigkeit normaler tierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Verh. d. anat. Ges. 8. Vers.* **1894†.**
— *Zur Frage von der Entwickelung der Doppelbildungen. Centralbl. f. allg. Path. u. path. Anat. Bd. X.* **1899.**
— *Zur Frage von der Bedeutung der Schwerkraft für die Entwickelung des tierischen Embryos. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI.* **1900.**
Schmitt, F. *Systematische Darstellung der Doppelembryonen der Salmoniden. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XIII.* **1901.**
— *Ueber die Gastrulation der Doppelbildungen der Forelle, mit besonderer Berücksichtigung der Konkrescenztheorie. Verh. d. Deutsch. zool. Ges.* **1902.**
Spemann, H. *Experimentell erzeugte Doppelbildungen. Verh. des V. internat. zool. Kongr. zu Berlin 1901. p. 461. Jena* **1902.**
— *Entwickelungsphysiologische Studien am Tritonei. Teil II. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XV.* **1902.**
Stoss. *Künstliche Erzeugung von Doppelbildungen. Monatsschr. f. prakt. Tierheilk.* **1895.**
Strahl u. Grundmann. *Versuche über das Wachstum der Keimblätter beim Hühnchen. Anat. Anz. Bd. XXI.* **1902.**
Tonkoff, W. *Experimentelle Erzeugung von Doppelbildungen bei Triton. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.* **1900.**
— *Ueber den Einfluſs von Kochsalzlösungen auf die erste Entwickelung des Tritoneies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXII.* **1903.**
Wetzel, G. *Ueber die Bedeutung der cirkulären Furche in der Entwickelung der Schultze'schen Doppelmißbildungen von Rana fusca. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVI.* **1895.**
— *Beitrag zum Studium der künstlichen Doppelmißbildungen von Rana fusca. Inaug.-Diss.* **1896.**
— *Drei abnorm gebildete Eier von Tropidonotus natrix (Schlange). Anat. Anzeiger. Bd. XVIII.* **1900.**
Wilson. *Amphioxus and the mosaic theory of development. Journ. of Morph. Vol. VIII.* **1893.**
— *On cleavage and mosaic-work. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. III.* **1896.**
Wilson, Charles B. *Experiments on the early development of the amphibian embryo under the influence of Ringer and salt solutions. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. V.* **1897.**
Ziegler, Kurt. *Zur Postgenerationsfrage. Anat. Hefte. Bd XIX.* **1901.**

Zusammenfassung von Kapitel III und IV.

Die Ergebnisse der Keimblattlehre.

Wie uns die Darstellung im dritten und vierten Kapitel gezeigt hat, gehen auch heute noch die Ansichten der Forscher bei der Deutung der Prozesse, durch welche die Keimblätter, die ersten Fundamentalorgane des Wirbeltierkörpers, gebildet werden, weit auseinander, trotz der zahlreichen Untersuchungen, die über jede einzelne Klasse der Wirbeltiere angestellt worden sind. Das Studium dieser Litteratur kann leicht den Eindruck erwecken, daß man sich in der Keimblattlehre einem Chaos unvereinbarer Meinungen gegenüber befindet.

Wie bei mehreren Gelegenheiten nachgewiesen und hervorgehoben wurde, sind es weniger die nackten, von den einzelnen Forschern erhaltenen Befunde, als vielmehr die an sie angeknüpften Deutungen, welche zu den Widersprüchen geführt haben. Bei den Versuchen, die Entwickelung der Keimblätter, die in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere zum Teil ein sehr verschiedenes Gepräge trägt, unter einheitliche, wissenschaftliche Gesichtspunkte zu bringen, ist keine Einigung erzielt, eine Keimblatttheorie ist noch nicht allgemein angenommen worden. Um so mehr scheint es mir hier am Platze, in einer kurzen Zusammenfassung den Versuch zu erneuern, eine Verständigung über einige Hauptpunkte herbeizuführen.

Bei allen Wirbeltieren haben die Entwickelungsprozesse, welche sich an das Furchungsstadium anschließen, ein und dasselbe Ziel. Es wird zuerst das Material der Embryonalzellen in die beiden primären Keimblätter angeordnet, welche als Hohlraum die Darmhöhle umschließen; dann werden noch 2 neue Keimblätter, die mittleren, gebildet, welche gewöhnlich in der ersten Zeit ihres Auftretens einer Höhlung entbehren, später aber eine solche, nämlich das Cölom, erhalten.

Die Wege aber, auf denen bei den verschiedenen Wirbeltierklassen die beiden Ziele erreicht werden, zeigen Abweichungen voneinander, meist geringfügiger, zuweilen auch sehr eingreifender Art. Die Abweichungen sind schon von Anfang an in nachweisbaren Unterschieden der Eizellen begründet, welche den einzelnen Entwickelungsprozessen zum Ausgangspunkt dienen, in ihrer ungleichen Größe, ihrem sehr verschiedenen Gehalt an Dottermaterial, welches im Verhältnis zum aktiven Protoplasma einen passiven Bestandteil im Ei darstellt, in der sehr verschiedenen Art und Weise, wie die aktiven und passiven Bestandteile im Eiraum verteilt sind, und in dergleichen Verhältnissen mehr. Aufgabe der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre ist nachzuweisen, wie durch die von Anfang gegebenen Unterschiede in den Eizellen die Wege zur Erreichung der gleichen Ziele modifiziert werden, und wie diese Modifikationen sich schließlich doch

auf einige wenige, typische, entwickelungsgeschichtliche Elementarprozesse zurückführen lassen.

In der orientierenden Zusammenfassung sollen drei Punkte besprochen werden:

1) die Entwickelung der beiden primären Keimblätter,
2) die Entwickelung der beiden Mittelblätter,
3) die Vorgänge in der Umgebung des Urmundes.

1. Die Entwickelung der beiden primären Keimblätter oder die erste Phase der Gastrulation (die Gasträatheorie).

In einfacher Weise spielt sich die Bildung der beiden primären Keimblätter nur beim Amphioxus ab, dessen Eier dotterarm sind, keine bemerkenswerte Sonderung der aktiven und passiven Eibestandteile aufweisen, einen totalen, äqualen Furchungsprozeß durchmachen, welcher zu einer Keimblase mit einer einfachen Wand cylindrischer Zellen führt. Dadurch, daß die eine Hälfte der Blase gegen die andere eingestülpt wird, kommt ein Becher zu stande, die Gastrula, deren Wand aus einer doppelten Zellschicht, den beiden primären Keimblättern, besteht, mit einem centralen Hohlraum, dem Urdarm (Fig. 247—251).

Der einfache Prozeß, den man Gastrulation genannt hat, kehrt in dieser typischen Weise bei keinem anderen Wirbeltier wieder. Bei den Säugetieren scheinen allerdings die Bedingungen für eine typische Gastrulation gegeben zu sein, da ihre Eier auch wie beim Amphioxus dotterarm sind, sich äqual furchen und eine dünnwandige Keimblase liefern. Gleichwohl tritt eine Gastrulation wie beim Amphioxus nicht ein. Für ihr Ausbleiben lassen sich auch bei näherer Prüfung wichtige Gründe auffinden. Denn aus der ganzen systematischen Stellung der Säugetiere und aus dem weiteren Verlauf ihrer Entwickelung, welche mit derjenigen der Reptilien und Vögel Uebereinstimmungen in der Bildung eines Dottersackes und damit zusammenhängender Eihüllen, sowie in der Bildung eines Dottersackkreislaufes zeigt, läßt sich die von vielen Embryologen vertretene Ansicht begründen, daß die Eier der Säugetiere nicht primär dotterarm wie diejenigen des Amphioxus sind. Vielmehr ist die Annahme geboten, daß die Säugetiere von Vorfahren abstammen, die einmal dotterreiche Eier wie die Reptilien besessen haben.

Außer der einfachen Form der Gastrulation, die uns allein Amphioxus darbietet, lassen sich bei den übrigen Wirbeltieren drei verschiedene Typen unterscheiden, die wir nach den Tierformen, bei denen sie am klarsten ausgeprägt sind, als den Amphibien-, den Selachier- und den Reptilientypus bezeichnen können.

Bei den Amphibien, an welche sich die Petromyzonten, Dipneusten und einige Ganoiden anschließen, ist die Keimblase (Fig. 278, 279, 334, 336) infolge einer stärkeren Ansammlung von Dottermaterial im Ei zu einer inäqualen geworden; das heißt, die eine Hälfte der Blasenwand, welche beim Amphioxus zum inneren Keimblatt eingestülpt wird, ist durch große, besonders dotterreiche, übereinander gelagerte Zellen sehr erheblich verdickt.

Der Einstülpung (Invagination) ist dadurch ein großes Hindernis gesetzt. Zu seiner Bewältigung beansprucht der Gastrulationsprozeß nicht nur eine viel längere Zeit, sondern muß sich auch den veränderten Bedingungen anpassen. Er beginnt langsam an einer sehr

kleinen Stelle der Keimblasenwand, die hierzu besonders prädisponiert zu sein scheint (beim Froschei z. B. durch ihre geringere Dicke und die geringere Größe der Zellen) und greift von hier aus allmählich auf die angrenzenden Bezirke um sich (Fig. 260—262, 279, 280, 283, 289—293, 296—298, 335, 337, 338). Der Vorgang kann zu seiner Vollendung viele Stunden, ja Tage beanspruchen. Hierbei tritt der Charakter einer sackartigen Einstülpung mehr oder weniger zurück. Ein Keil von Zellen (Fig. 291, 292*) schiebt sich von der oben erwähnten Stelle aus an der Decke der Keimblase entlang, und es dringt in ihn am Anfang von der Oberfläche her, wo die erste Spur einer Urmundrinne bemerkbar wird, nur ein enger Spalt, die Andeutung einer Einstülpungshöhle, hinein, je nach den einzelnen Amphibienarten bald mehr, bald weniger tief.

Es giebt nicht wenige Embryologen, welche den eben beschriebenen Vorgang nicht als Einstülpung gelten lassen wollen. „Il n'y a pas trace d'invagination" erklärt z. B. BRACHET. Sie bezeichnen den Hergang bei den Amphibien als eine Entstehung des Urdarmes durch Delamination, durch eine Aushöhlung oder Spaltbildung innerhalb der Masse der Dotterzellen. Sie übersehen bei der Beurteilung des Vorganges die Hauptsache, auf die es ankommt, und dies ist, daß von einer bestimmten Stelle der Blasenwand aus eine kompakte Zellenmasse in den inneren Hohlraum hineingedrängt wird, und daß dieses Zellenmaterial alsbald zur Umgrenzung eines neu sich bildenden, nach außen geöffneten Hohlraumes, des Urdarmes, verwandt wird.

Man ist berechtigt, auch einen solchen Vorgang, selbst für den Fall, daß einige Zeit überhaupt jede Spur einer Höhle fehlen sollte, was ja übrigens bei den Amphibien keineswegs der Fall ist, eine Einstülpung zu nennen.

Mit Recht unterscheidet man in der Embryologie zwischen der Bildung einer gleich offenen und einer zunächst geschlossenen Tasche und betrachtet die letztere nur als eine Modifikation der ersteren. Wollte man in anderer Weise verfahren, so würde man die Entwickelung von keinem einzigen Organ bei den Wirbeltieren auf vergleichbare Prozesse zurückführen können. Denn wie bekannt, entsteht, um nur einige Beispiele zu nennen, das Rückenmark in vielen Fällen aus einer Rinne des äußeren Keimblattes als hohles Nervenrohr (Fig. 312), in anderen Fällen aber als eine Leiste, die sich zu einem soliden Strang abschnürt (Fig. 267—269, 401, 402) und erst später hohl wird; es entsteht, wie sich GÖTTE in zutreffender Weise ausgedrückt hat, einmal als eine offene, das andere Mal als eine geschlossene Falte.

Aehnliches wiederholt sich bei vielen anderen Organen. Hier entsteht eine Drüse gleich von Anfang an als ein hohles sich verzweigendes Rohr, dort als ein solider, sich verzweigender Zellenstrang, der sich erst nachträglich aushöhlt. Hier entwickelt sich das Hörbläschen aus einer grubenförmigen Einsenkung, dort als eine kompakte Zellenwucherung des Ektoderms, die sich von ihm abschnürt und eine Zellenkugel liefert, die auf einem späteren Stadium hohl wird. In allen diesen Fällen ist die an zweiter Stelle aufgeführte Entwickelungsweise nur eine Modifikation der anderen.

Die Gastrulation der Amphibien ist ferner noch durch zwei theoretisch wichtige Vorgänge ausgezeichnet.

Der eine Vorgang ist der Durchbruch des Urdarmes in

die Keimblasenhöhle (Fig. 294, 295); er ereignet sich bei manchen, besonders dotterreichen Amphibieneiern, wenn der Hohlraum in der noch kleinen, durch Einstülpung gebildeten Tasche sich stärker auszuweiten beginnt. Hierbei reißt die ventrale Wand der Tasche, welche wie eine Scheidewand zwischen Urdarm und Blastocöl anfangs ausgespannt ist, ein und läßt beide zu einem größeren Hohlraum zusammenfließen. Infolgedessen fehlt letzterem eine Strecke weit eine Auskleidung durch das innere Keimblatt. Dieselbe kommt erst später dadurch zu stande, daß sich die vegetativen Zellen von der Durchbruchstelle und überhaupt ringsum vom Boden der Keimblase teils in geschlossener Schicht, teils auch einzeln an der noch frei gebliebenen Decke entlang schieben und allmählich zu einem geschlossenen Epithel vervollständigen.

Wir wollen zur schnelleren Verständigung den Hergang als die Unterwachsung der Keimblasendecke durch Dotterzellen bezeichnen. Wir können daher an der Decke des Urdarmes bei vielen Amphibien zwei verschiedene Regionen unterscheiden, erstens eine Region, die direkt von der dorsalen Wand des Einstülpungssäckchens abstammt, und eine zweite Region, welche durch Unterwachsung der Keimblasendecke durch Dotterzellen entstanden ist.

Je nach dem Dotterreichtum der Eier, und je nachdem der Durchbruch später oder früher erfolgt, ist der eine oder der andere Abschnitt der ausgedehntere. So fällt bei den sehr großen Eiern von Salamandra und den Gymnophionen (Fig. 298–300) der Teil, welcher vom nur wenig entwickelten Einstülpungssäckchen geliefert wird, sehr klein aus, während bei Tritonen im Gegensatz hierzu ein durch Unterwachsung von Dotterzellen gebildeter Abschnitt überhaupt ganz fehlt.

Der Vorgang bei den Amphibien, besonders bei Arten, wie den Gymnophionen, ist wichtig, weil er uns eine Brücke schlägt zum Verständnis der stark abgeänderten Keimblattbildung bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren, zu deren Besprechung ich daher gleich übergehe.

Weniger als bei irgend einer anderen Tierklasse entsprechen hier die Befunde der Vorstellung, welche man mit dem Worte Gastrulation zu verbinden pflegt. Denn es fehlt oft die geringste Spur einer Einstülpung. Von einer wenig verdickten Stelle der Keimhaut aus (von der Primitivplatte der Reptilien und dem Embryonalknoten der Säugetiere) beginnt der Keim doppelblätterig zu werden. Bei Reptilien und Vögeln geschieht dies dadurch, daß sich in der Keimblasenhöhle zerstreute oder an ihrem Boden auf dem Dotter liegende Zellen von der Primitivplatte aus zu einem Blatt zusammenordnen, das nach vorn und seitwärts mit freiem Rand aufhört und an ihm weiterwächst (Fig. 416–419, 477, 478). Bei den Säugetieren geht seine Bildung vom Furchungskugelrest oder dem Embryonalknoten aus (Fig. 557–559, 561–571).

Der Prozeß ist vergleichbar der Unterwachsung der Keimblasendecke durch Dotterzellen, wie er in den Eiern mancher Amphibien, besonders der Gymnophionen, beobachtet wird. Dagegen fehlt meistenteils jede Invagination in der bei Amphibien oder bei Elasmobranchiern beobachteten Weise. Nur die Stelle, wo sie stattfinden sollte, läßt sich nachweisen in der Primitivplatte der Reptilien, die gewöhnlich eine kleine Delle zeigt (Fig. 414, 415, 417–419), und in dem Embryonalknoten der Säugetiere (Fig. 568, 569, 571, 624 B), an welchem sogar vor-

übergehend eine kleine, später wieder schwindende Oeffnung nachweisbar wird. Auch prägt sich an der Delle der Reptilienprimitivplatte ein Umschlagsrand oder eine vordere Urmundlippe aus, in ähnlicher, nur noch viel mehr reduzierter Form als bei den Gymnophionen. (Man vergleiche Fig. 417—419 mit Fig. 298.)

Wie bei den Amphibien sich der Urdarm nach dem Durchbruch in die Keimblasenhöhle auf Kosten derselben vergrößert, so wird bei den Amnioten die Keimblasenhöhle im ganzen zur Urdarmhöhle. wenn sich in der oben angegebenen Weise das innere Keimblatt angelegt hat. Wir können daher sagen, die typische Gastrulation ist hier ersetzt durch Umordnung und Anordnung der Dotterzellen zu einem Darmdrüsenblatt in der Art, wie bei den Amphibien ein Teil der Urdarmwand entsteht. In dem zunehmenden Dotterreichtum der Eier ist die Ursache der extrem abgeänderten Entwickelungsweise zu suchen.

Beim Selachiertypus (Selachier, Teleostier) tritt der Charakter der Einstülpung wieder deutlicher hervor, und zwar bildet sich hier das innere Keimblatt durch Umschlag vom hinteren Rand der Keimhaut aus, der sich dadurch zur Urmundlippe umwandelt (Fig. 354--357, 380, 385, 386, 399). Die Umwandlung beginnt wie die Einstülpung bei den Amphibien an einem kleinen Bezirk, dehnt sich darauf immer weiter zu beiden Seiten aus, bis ein ringförmiger Blastoporus (Fig. 389, 400) zu stande gekommen ist. Selachier- und Amphibientypus gleichen sich in dieser Beziehung.

Solange am Keimhautrand der Selachier und Teleostier noch keine Lippenbildung zu stande gekommen ist, unterscheide ich ihn vom Urmundrand als Umwachsungsrand (Fig. 397). Die Unterscheidung ist notwendig, da die an ihm sich abspielenden Prozesse anderer Art als im Bereich des Urmundes sind. Mit dem Umwachsungsrand breitet sich die Keimhaut über immer größere Bezirke des Dotters aus, bis er schließlich ganz umhüllt ist. In seinem Bereich vermehren sich die Zellen, trennen sich vom ungefurchten Dotter ab und tragen dadurch zur seitlichen Vergrößerung der Keimblasenhöhle bei. Es ist derselbe Prozeß, der an der Randzone des Amphibieneies vor sich geht, an der durch fortgesetzte Teilung kleinere Zellen entstehen und sich als eine geschlossene Schicht von den größeren vegetativen Zellen abtrennen; endlich derselbe Prozeß, durch welchen sich bei den Amnioten die Keimhaut allmählich über die ganze umfangreiche Dotterkugel ausbreitet.

Nach meiner Meinung sind die Prozesse, die sich einerseits am Urmundrand, andererseits am Umwachsungsrand abspielen, so wesentlich verschieden voneinander, daß sie nicht in eins zusammengeworfen werden sollten, wie es früher geschehen ist und noch immer häufig geschieht. Ich habe daher auch Brachet nicht beistimmen können, wenn er die Veränderungen an der Randzone des Amphibieneies als clivage gastruléen und den Uebergang der Decke in den Boden der Keimblase (Fig. 278, 279, 334, 337) als virtuellen Blastoporus bezeichnet hat, wodurch nur zu leicht Mißverständnisse hervorgerufen werden. Auch der Keimscheibenrand der Reptilien und Vögel kann nicht als Dotterblastoporus betrachtet werden. Der Name Urmundrand ist nur auf solche Stellen zu beschränken, an denen wirklich eine Urmundlippe existiert, d. h. das äußere in das innere oder mittlere Keimblatt durch Umschlag übergeht.

In der Lage des sich entwickelnden Urmundes zum Rand der

Keimhaut besteht ein durchgreifender Unterschied zwischen den Selachiern und Teleostiern einerseits, und den Reptilien und Vögeln andererseits. Bei ersteren entwickelt sich der Urmund an einer Stelle des Keimscheibenrandes, mit welchem in der Folgezeit das hintere Ende des Embryos in Verbindung bleibt (Fig. 389—395, 397); bei Reptilien und Vögeln dagegen geht die Embryobildung mehr oder minder in der Mitte der Keimhaut vor sich, die daher nach außen nur einen Umwachsungsrand hat. Im einen Fall kann man mit BALFOUR von einer randständigen, im anderen von einer mittelständigen Entwickelung des Embryos sprechen.

2. Die Entwickelung der beiden Mittelblätter oder die zweite Phase der Gastrulation (die Cölomtheorie).

Das mittlere Keimblatt bietet in seiner Entwickelung nicht minder zahlreiche Variationen dar als das innere. Auch hier nimmt Amphioxus wieder eine Ausnahmestellung ein. Durch Faltenbildung des Darmdrüsenblattes (Fig. 252, 254–257) entstehen an der Decke des Urdarmes Divertikel, die sich zu Säckchen abschnüren und dadurch die Leibeshöhle und das mittlere Keimblatt liefern. Letzteres, am Rücken des Embryos entstanden, schiebt sich von seinem Ursprungsort aus allmählich ventralwärts zwischen die beiden primären Keimblätter hinein (Fig. 257, 258).

Bei allen übrigen Wirbeltieren sind die Vorgänge wieder von komplizierterer Natur und haben daher ebenfalls zu sehr verschiedenen Deutungen Veranlassung gegeben.

Ein wichtiger Unterschied vom Amphioxus beruht darauf, daß die Mesoblastbildung schon zu einer sehr frühen Zeit beginnt, ehe noch die Gastrulation zu Ende geführt ist. Beide Vorgänge greifen infolgedessen mehr ineinander.

Ferner wird bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Reptilien, im Gegensatz zum Amphioxus ein deutlich entwickelter Hohlraum bei der ersten Anlage des mittleren Keimblattes vermißt. Gleichwohl sprechen gewichtige Gründe, die ich in der Cölomtheorie zuerst zusammengefaßt habe, dafür, daß auch bei ihnen wie beim Amphioxus der Entwickelungsprozeß als eine Taschenbildung zu deuten ist (Fig. 309, 310).

Nach meiner Meinung führt die vergleichende Untersuchung der im dritten Kapitel beschriebenen Befunde zu zwei Ergebnissen: Erstens: die mittleren Keimblätter leiten sich von Zellenmassen her, die als geschlossene Schicht vom linken und rechten Urmundrand aus zwischen die beiden primären Keimblätter hineinwachsen. Zweitens: die peristomal entstehenden Zellmassen sind als die Wände zweier geschlossener Taschen zu deuten, die bei ihrer Oeffnung die Leibeshöhle liefern.

Was den ersten Punkt betrifft, so sind die Befunde bei den Selachiern, Reptilien, Vögeln und Säugetieren besonders beweisend.

Die Forscher, die sich mit der Elasmobranchierentwickelung beschäftigt haben, stimmen ohne Ausnahme darin überein, daß das mittlere Keimblatt keine weiteren Bezüge von anderen Stellen der primären Keimblätter empfängt (Fig. 361, 362, 364, 365). Eine Bildung durch Delamination ist hier völlig ausgeschlossen. Gleichwie auf einer ersten

Phase das innere Keimblatt durch Faltenbildung der Keimhaut längs ihres Randes entsteht und in die Keimblasenhöhle hineinwächst, so wird auf einer sich bald anschließenden zweiten Phase auch das mittlere Keimblatt als eine Schicht angelegt, die vom Urmundrand aus sich zwischen die Grenzblätter in den Zwischenraum hineinschiebt, der genetisch vom Blastocöl abstammt.

Nicht minder klar liegen die Verhältnisse bei den Amnioten, wenn auch abweichende Ansichten hier häufiger geäußert worden sind. Ursprungsort des Mesoderms, nach dem von mir schärfer gefaßten Begriff, ist hier einzig und allein die Primitivplatte der Reptilien (Fig. 442 bis 445, 454, 455), der Primitivstreifen der Vögel (Fig. 494, 495) und Säugetiere (Fig. 595).

Primitivplatte und Primitivstreifen der Amnioten entsprechen nun aber, worüber ja jetzt die Embryologen einig sind, dem Urmund der übrigen Wirbeltiere, also auch dem Urmundrand an der Keimhaut der Selachier. Mithin entwickelt sich auch bei den Amnioten das mittlere Keimblatt von den Urmundrändern aus, und zwar aus einer Wucherung des äußeren Keimblattes, und breitet sich als zusammenhängendes Blatt in dem Spaltraum zwischen den primären Keimblättern vom Centrum nach der Peripherie des Blastoderms aus.

Dieser und jener Leser könnte einen Widerspruch darin erblicken, daß beim Amphioxus das mittlere Keimblatt sich durch Faltenbildung aus dem Entoderm, bei den Amnioten dagegen aus einer Wucherung des Ektoderms entwickeln solle. Warum hierin kein unlösbarer Widerspruch zu suchen ist, wurde schon in der Einleitung auseinandergesetzt (p. 709). Der Widerspruch findet seine Lösung in der Erwägung, daß beim Amphioxus das primäre Entoderm, das sich bald nach der Gastrulation durch einen Faltungsprozeß in Darmdrüsenblatt und mittleres Keimblatt sondert, ja auch eingestülpte Keimblasenwand ist, also von Zellen, die zuerst die Oberfläche begrenzt haben, abstammt.

Bei den Amnioten findet die Sonderung schon früher und in einer abgeänderten Weise statt, die durch den größeren Dotterreichtum der Eier veranlaßt ist. Es bildet sich kein primäres Entoderm, sondern in einer ersten Phase der Gastrulation, die den Charakter der Einstülpung nach unserer früheren Darstellung verloren hat, nur ein Abschnitt desselben, das Darmdrüsenblatt aus, und erst in einer zweiten Phase stülpt sich, nun gleich als eine schon räumlich abgesonderte Masse, das mittlere Keimblatt vom Blastoderm aus ein.

Während es bei Selachiern und Amnioten nicht schwer ist, den Nachweis zu führen, daß die mittleren Keimblätter zwischen die beiden primären vom Urmundrand aus hineinwachsen und außer von dieser Verbindungsstelle her keine weiteren Bezüge von anderen Orten empfangen, liefern Amphibien und Teleostier Befunde, die sich schwieriger deuten lassen. Die Schwierigkeit beruht hier darauf, daß sich in früher Zeit die Zellmassen, die zum inneren und mittleren Keimblatt werden, eine Zeitlang nicht scharf voneinander abgrenzen lassen. Beide werden fast gleichzeitig eingestülpt und sondern sich hierbei erst allmählich schärfer in die Zellschichten, welche einerseits zur Begrenzung der Darmhöhle, andererseits der Leibeshöhle dienen (Fig. 301, 302, 329).

Die Gastrulation vollzieht sich bei ihnen gleich als eine doppelte und daher kompliziertere Einstülpung, als eine Einstülpung, die den Darmraum, und als eine Einstülpung, welche die beiden Cölomsäcke

liefert. Die erstere besteht im großen und ganzen aus größeren vegetativen Zellen, die letztere aus kleineren und mehr pigmentierten Elementen, die in der Umgebung des Urmundes angehäuft sind und in das innere Blatt der Blastoporuslippen übergehen. Beide Bestandteile grenzen sich erst allmählich durch einen von außen nach innen eindringenden Spalt besser voneinander ab. Brachet nennt den Vorgang eine clivage mésoblastique und deutet ihn als eine Delamination, während ich in ihm eine Abfaltung erblicke.

Ob man die Trennung zweier Zellmassen voneinander als Spaltung oder Abfaltung richtiger bezeichnen muß, läßt sich an Schnitten durch tote und fixierte Keime schwierig und oft gar nicht entscheiden, da man im einen wie im anderen Falle nur den trennenden Spalt sieht, nicht aber mehr die Art und Weise erkennen kann, wie sich der Spalt gebildet hat. Hierauf aber, auf die Art der stattgehabten Zellbewegungen und Verschiebungen kommt es für die richtige Beurteilung an.

Einen allgemeinen Grundsatz aber glaube ich bei dieser Gelegenheit noch aussprechen zu sollen, nämlich den Grundsatz, daß bei den embryonalen Prozessen wirkliche Spaltungen nur eine geringe Rolle spielen und selten auftreten im Vergleich zu den Abfaltungen und Abschnürungen, denen wir in den verschiedenartigsten Modifikationen bei der Entwickelung der Organe begegnen.

Wer sich in dem von mir angegebenen Sinne entscheidet, wird dann auch finden, daß die Mesoblastentwickelung bei Amphibien etc. von derjenigen der Selachier und Amnioten nicht prinzipiell verschieden ist. Denn auch bei den Amphibien handelt es sich um Zellmassen, die, in der Umgebung der Urmundränder entstanden, sich von hier aus in den Spalt zwischen Darmdrüsenblatt und Ektoderm trennend hineinschieben und nach der ventralen Fläche allmählich ausbreiten.

Bei allen Wirbeltieren bewahren die mittleren Keimblätter lange Zeit ihren genetisch begründeten Zusammenhang mit den Urmundrändern, und zwar so lange, bis der letzte Rest des Urmundes (Canalis neurentericus und Afterblastoporus) geschwunden ist.

Nach der Cölomtheorie sollen die mittleren Keimblätter ihrer Phylogenese nach Taschen sein, deren Hohlraum die Leibeshöhle ist (Fig. 309, 310). Während der Entwickelung würden sie nach dieser Auffassung zuerst als geschlossene Taschen oder, wenn Spuren einer Höhle vorhanden sind, als halb geöffnete Taschen angelegt werden. Ich stelle die Gründe kurz zusammen, welche sich zu Gunsten dieser Ansicht aufführen lassen.

Eine wichtige Stütze liefern die Amnioten und unter ihnen besonders die Reptilien. Denn bei diesen enthält die Anlage des mittleren Keimblattes zuweilen einen ansehnlichen Hohlraum, der sich durch den Urmund nach außen öffnet (Fig. 429, 433, 434, 437, 438, 444, 445). Früher hielten die meisten Embryologen die Einstülpung für die Gastrulahöhle. Aus den früher auseinandergesetzten Gründen (p. 837) ist diese Annahme nicht haltbar, sie zeigt uns aber, daß sich die Bildung des mittleren Keimblattes durch Einstülpung in ganz ähnlicher Weise vollzieht, wie die Bildung des Darmdrüsenblattes bei der Gastrulation. Ich unterschied daher mit Keibel, Wenkebach, Hubrecht und anderen zwei Phasen der Gastrulation und nannte bei den Reptilien das Produkt der zweiten Phase das Mesodermsäckchen.

Die Amnionlosen und die Amnioten stellen in ihrer Keimblattbildung einen interessanten Gegensatz dar. Bei jenen tritt während

der ersten Phase der Gastrulation eine deutliche Einstülpungshöhle hervor, deren Wand vom Darmdrüsenblatt gebildet wird. Bei den Amnioten dagegen wird eine Einstülpung vermißt, das Darmdrüsenblatt entsteht in stark abgeänderter Weise. Umgekehrt verhält es sich in der zweiten Phase, die zur Sonderung des mittleren Keimblattes führt. Bei den Amnionlosen entwickeln sich die mittleren Keimblätter vom Urmundrand aus als geschlossene Taschen, bei den Reptilien dagegen aus einer deutlichen Einstülpung, dem Mesodermsäckchen. Bei den Säugetieren ist die Einstülpungshöhle sehr reduziert und im Chordakanal noch erkennbar; bei den Vögeln ist sie vollkommen verkümmert; an die Stelle des Mesodermsäckchens ist eine geschlossene Tasche getreten, eine Mesodermleiste oder der Primitivstreifen.

Zu Gunsten der Cölomtheorie sprechen ferner auch in hohem Grade die Befunde an der Ursprungslinie des mittleren Keimblattes in der Umgebung des Urmundes. Wie schon früher hervorgehoben wurde, findet hier ein Zusammenhang des mittleren Keimblattes sowohl mit dem äußeren, als auch mit dem inneren Keimblatt statt. Dabei dringt häufig eine bald mehr, bald minder tiefe Rinne (*) [Cölombucht, Mesodermbildungsrinne] in das Mesoderm hinein und zerlegt es in ein parietales und viscerales Blatt (Fig. 315, 316). Von diesen schlägt sich das parietale Blatt in das Ektoderm um und erzeugt mit ihm die Urmundlippe (*um*), das viscerale Blatt dagegen geht in das Entoderm über, eine Darmfalte (*dl*) bildend.

Solche Befunde werden verständlich, wenn wir in den mittleren Keimblättern die aufeinander gepreßten Wände einer Tasche (Fig. 309) erblicken, die nur an ihrem Ursprungsort etwas geöffnet ist und dadurch zu den beiden Lippenbildungen die Veranlassung giebt.

Die Konstanz, mit welcher die Urmund- und Darmlippen und die von ihnen eingefaßte Cölombucht in allen Klassen der Wirbeltiere auf früheren und späteren Entwickelungsstadien, auf diesen sogar gewöhnlich am deutlichsten ausgeprägt, auftreten, scheint mir schon anzuzeigen, daß wir es in ihnen nicht mit nebensächlichen Bildungen zu thun haben. Ich verweise auf die Befunde bei den Selachiern (Fig. 361, 362 *), bei den Amphibien (Fig. 313, 315, 316 *, 301, 302), bei den Reptilien (Fig. 461, 443), Vögeln (Fig. 496, 502 A, 503, 504) und Säugetieren (Fig. 599, 604, 605, 628). Besonders beweisend sind einzelne Befunde, wo die Cölombucht noch eine Strecke weit als feiner Spalt in das mittlere Keimblatt eindringt und es in eine parietale und viscerale Lamelle zerlegt.

In der zusammenfassenden Besprechung des mittleren Keimblattes ist endlich noch auf einige Verhältnisse in seiner Ausbreitung einzugehen. Das Mesoderm ist bei allen Wirbeltieren nach seiner Genese eine dorsale und peristomale Bildung.

Die letztere Bezeichnung bedarf noch einer näheren Erklärung. Es entsteht nämlich das Mesoderm nicht ringsum am Urmund als ein geschlossener Ring, sondern zeigt ausnahmslos nach vorn eine Unterbrechung. Die Unterbrechung rührt daher, daß von dem zu allererst entstehenden Teil der Urmundlippe kein mittleres Keimblatt gebildet wird, sondern erst seitlich hiervon, wenn sich allmählich die Urmundlippen nach links und rechts vergrößern. Infolgedessen muß auch das Mesoderm seiner ersten Anlage nach als eine paarige Bildung bezeichnet werden.

Der mesodermfreie Bezirk des Keimes, welcher sich bei allen

Wirbeltieren vom Amphioxus an findet, bleibt lange Zeit bestehen. In ihm legt sich später die Mundbucht an; hier entwickelt sich bei den Amnioten das Proamnion.

Wenn der Urmund sich mit dem Auftreten der ventralen Urmundlippen nach hinten zum Ring schließt, verbinden sich auch die seitlichen Mesoblasthälften caudalwärts zu einem Halbring durch eine hinter dem Urmund gelegene Strecke, die man durch den besonderen Namen des ventralen oder unpaaren Mesoblasts unterschieden hat. Von seiner peristomalen Ursprungslinie wächst das mittlere Blatt in die Bauchgegend hinein und breitet sich namentlich bei den meroblastischen Eiern auch weiter nach vorn in Form zweier Flügel aus, die durch den oben beschriebenen mesodermfreien Bezirk getrennt sind (Mesodermflügel von SCHAUINSLAND, vergl. Bd. I, 2. Teil, p. 181, Fig. 91).

Auf die Unterscheidung eines gastralen und peristomalen Mesoblasts wird besser erst im Anschluß an die Besprechung des Urmundes eingegangen, zu welcher wir uns jetzt wenden wollen.

3. Die Vorgänge in der Umgebung des Urmundes und in der durch Urmundverschluß gebildeten Körperregion. (Die Urmundtheorie.)

Als Urmund bezeichne ich die Stelle des Keimes, an welcher das äußere Keimblatt durch Umschlag entweder in das innere oder in das mittlere Keimblatt, und zwar in die parietale Lamelle des letzteren übergeht. Er ist also durch eine Lippenbildung gekennzeichnet. Als Urmund ist daher zu betrachten der Blastoporus der Cyclostomen, Amphibien, Dipneusten, der Keimscheibenrand der Selachier, Teleostier, Ganoiden, soweit sich an ihm ein Umschlag entwickelt hat, und die Primitivrinne der Amnioten. Die verschiedenen anderen Gebilde, die man sonst noch zum Urmund hinzugerechnet hat, wie z. B. der sog. Dotterblastoporus, gehören nicht hierher. Auch die Unterscheidung eines virtuellen Blastoporus finde ich nicht nur überflüssig, sondern auch leicht irreführend. Daher nenne ich den Uebergang der Decke in den Boden der Keimblase bei Cyclostomen, Amphibien (Fig. 278, 279, 291, 398 *) und Dipneusten (Fig. 334) die Randzone (GOETTE); desgleichen unterscheide ich den vorderen Rand der Keimhaut bei Selachiern und Teleostiern (Fig. 397, 399 *uw*), sowie den gesamten Rand von der Keimhaut der Reptilien und Vögel vom Urmundrand als Umwachsungsrand. Durch seine Ausbreitung wird der Dotter mit einer Zellenhaut, dem äußeren Keimblatt, überzogen.

Der Umwachsungsrand besitzt, solange an ihm kein Umschlag in das innere Keimblatt stattfindet und eine Lippenbildung fehlt, nicht die Eigenschaften des Urmundrandes, wie ich ihn oben definiert habe. In einen solchen kann er sich allerdings im Anschluß an die erste Anlage des Urmundes successive umbilden, wie es bei Selachiern und Teleostiern geschieht. Auch von der Randzone der Amphibieneier werden nach und nach neue Strecken in die Bildung des Urmundes hineingezogen. In dieser Weise können sowohl die Randzone der Amphibien, als auch der ganze Umwachsungsrand bei den Teleostiern schließlich ganz schwinden, wenn der Urmundrand sich weiter ausbreitet und ventralwärts zum Ring schließt (Fig. 290 *vul*, Fig. 389, 400).

Ueber die Rolle, welche der Urmund bei der Organbildung der Wirbeltiere spielt, gehen die Ansichten der Embryologen, wie in so

vielen anderen Fragen der Keimblattlehre, noch weit auseinander. Durch Untersuchungen, in denen ich mich vor Jahren (1892) mit den einschlägigen Verhältnissen eingehend beschäftigt habe, bin ich zur Aufstellung einer Urmundtheorie geführt worden, die manche Berührungspunkte mit der Konkrescenztheorie von His, aber auch wichtige Unterschiede von ihr darbietet. Hierüber vergleiche man das in der Einleitung (p. 706, 707) und im Abschnitt über die Teleostier (p. 807—811) Gesagte.

Rabl hat sich in seinem Vorwort zur Theorie des Mesoderms mit Eifer gegen die Urmundtheorie ausgesprochen. Er bezeichnet sie als eine zum Schlimmen verbesserte Form der His'schen Konkrescenztheorie. Mit Recht fordert er, daß, wenn die Urmundränder verschmelzen, man vor dem jeweiligen Vorderende des sich verkleinernden Urmundes stets eine Verwachsungsspur, „eine Naht — und möge dieselbe auch noch so vergänglich sein — müsse nachweisen können". Wenn er nun aber behauptet, daß dies nicht der Fall sei, so hat er übersehen, daß ich das Vorhandensein einer Nahtbildung beim Amphibienei schon 1892 nachgewiesen und ausführlich beschrieben habe. Auch in der vorliegenden Neubearbeitung der Keimblattlehre habe ich wegen der Wichtigkeit der Frage auf den Nachweis der Urmundnaht in den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere ein besonders großes Gewicht gelegt, und ich glaube ihn so überzeugend geführt zu haben, daß mir Zweifel kaum noch möglich erscheinen. Man vergleiche hierüber die verschiedenen Abschnitte im III. Kapitel (p. 750-761, 769—770, 789—791, 793—798, 803—805, 807—811, 836, 842, 846—847, 871—874, 883, 888—896, 926, 933—935 und die Figg. 303—306, 313, 314, 316—319, 322, 364, 369, 370, 373, 374—377, 387, 444, 450, 456, 457, 497, 498, 500, 502, 503, 528, 531—534, 538—544).

Angesichts dieser Thatsachen, glaube ich, daß man von der Existenz einer Urmundnaht mit derselben Sicherheit sprechen kann, wie von der Naht des Nervenrohrs durch Verschmelzung der Medullarwülste, oder von der Amnionnaht, oder von der Darmnaht bei der Umwandlung der Darmplatte zum Darmrohr.

Die Thatsachen sprechen also für den von mir gelehrten Verschluß des Urmundes, während umgekehrt die Annahme, wie Rabl ihn zu stande kommen läßt, in der Luft schwebt. Rabl hält nämlich auch die von Hatschek und mir vertretene Auffassung für vollkommen zutreffend, daß „der Gastrulamund anfangs nahezu den ganzen Rücken des Embryos einnehme, daß er sich in der Richtung von vorn nach hinten verkleinere und daß sein letzter Rest als eine kleine, dorsal am Hinterende des Rückens gelegene Oeffnung noch lange erhalten bleibe". Nur läßt er den Urmund nicht durch allmähliche Verwachsung, sondern in der Weise kleiner werden, daß seine vorderen und seitlichen Ränder gegen einen exzentrisch gelegenen Punkt am hinteren Ende vorrücken. Durch den Nachweis der Urmundnaht halte ich diese Streitfrage für entschieden; auch will mir scheinen, daß der Unterschied zwischen den sich entgegenstehenden Meinungen von Rabl und mir überhaupt kein großer ist, wenn Rabl selbst zugiebt, daß der Urmund die ganze Rückenfläche des Embryos eingenommen hat. Denn hieraus folgt, daß Rückenmark, Chorda, Ursegmente etc. im ehemaligen Urmundgebiet angelegt werden.

Anmerkung. Vollkommen unverständlich ist mir der weitere Einwurf von Rabl, daß meine Urmundtheorie noch an einer Halbheit

leide, weil sie bloß eine Verwachsung des Rückens, nicht auch eine solche des Bauches postuliere. Die Konkrescenztheorie von His sei in dieser Hinsicht viel radikaler, indem sie eine Verwachsung des ganzen Embryos, und nicht bloß seines Rückens, verlange" (L. K. III [1], 1896, p. XVII). Ich war immer der Meinung, daß diese angebliche Halbheit ein Vorzug meiner Theorie ist, und daß ich eine Verbesserung der His-schen Lehre herbeigeführt habe, indem ich den wertvollen Teil von nicht haltbaren Vorstellungen getrennt habe. Auch ist es Aufgabe einer Theorie, nicht etwas Radikales, sondern etwas Richtiges zu schaffen, durch welche es möglich wird, eine Summe verschiedener Erscheinungen unter einen Gesichtspunkt zu bringen und zu erklären.

Zu Gunsten der Urmundtheorie legen ein wichtiges Zeugnis die Hemmungsmißbildungen ab, welche ich unter dem Namen Spina bifida beschrieben habe (vergl. Kap. IV, p. 971—82). Sie sind bei Fischen und Amphibien beobachtet worden und leicht auf experimentellem Wege hervorzurufen.

Das Wesen der Spina bifida besteht darin, daß der Urmund seine volle Ausdehnung beibehält und einen weiten Spalt in der Rückengegend des Embryos noch zu einer Zeit darstellt, wo schon die späteren Organdifferenzierungen in Rückenmark, Chorda, Ursegmente etc. erfolgt sind.

Nun läßt sich an jüngeren und älteren Stadien solcher Hemmungsmißbildungen leicht nachweisen, wie aus rechter und linker Urmundlippe sich je eine halbe Medullarplatte und eine halbe Chordaanlage entwickeln, die eine aus dem äußeren, die andere aus dem inneren Faltenblatt der Lippe (Fig. 638). Wenn dann später auch noch die Ursegmente sich aus dem mittleren Keimblatt zu beiden Seiten des offen gebliebenen Urmundes differenzieren, erhält man Mißbildungen mit einem einfachen Kopfende (Fig. 637, 641), aber einem Rumpf, dessen Rückenorgane der Länge nach durch einen Spalt getrennt sind, der in die Darmhöhle führt. Beim höchsten Grade der Mißbildung beginnt der Spalt in der Gegend der Medulla oblongata und der Hörbläschen und geht bis in die Schwanzspitze durch. Das vordere Ende des Hirns kann von der Spaltbildung niemals betroffen werden, weil ein großer Teil der Hirnplatte aus dem Bezirk der Keimblase entsteht, welcher vor der Stelle liegt, wo der Urmund aufzutreten beginnt.

Ganz besonders aber spricht zu Gunsten der Urmundtheorie der Umstand, daß in späterer Zeit noch nachträglich die getrennten Rückenhälften sich durch Verwachsung oder Nahtbildung vereinigen können und daß so selbst hohe Grade der Spina bifida noch einen leidlich normalen Embryo liefern können. Wenn dieser Prozeß begonnen hat, kann man an der Nahtstelle (Fig. 640) dicht nebeneinander zwei Medullarröhren sehen, deren Centralkanal nur durch ein dünnes Zellenhäutchen vom Nachbar getrennt ist; man kann das Einreißen des Häutchens und die Entstehung eines einheitlichen Centralkanals feststellen; desgleichen kann man verfolgen, wie in der Naht zwei Chordahälften nebeneinander liegen und dann zu einer gewöhnlich übernormal großen Chorda verschmelzen. So ist meiner Meinung nach die Naht der Urmundränder, die infolge einer Hemmungsbildung sich schon in die Rückenorgane (Medullarplatte, Chorda) differenziert haben, keine Annahme mehr, sie ist als eine ausgemachte Thatsache zu betrachten.

Im Anschluß an die eben gegebene nähere Begründung der Urmundtheorie gebe ich zum Schluß noch einen kurzen Ueberblick über die Erscheinungen, wie sie sich im Urmundgebiet abspielen und wie sie in den einzelnen Klassen der Wirbeltiere einander vergleichbar sind.

Auf dem allerfrühesten Stadium der Urmundbildung findet an der zuerst auftretenden dorsalen Urmundlippe ein Umschlag des äußeren in das innere Keimblatt, wie beim Amphioxus, statt. So bildet sich in allen Wirbeltierklassen ein zweiblätteriger Keimbezirk, der der Kopfregion angehört, lange Zeit mesodermfrei bleibt, ein Bezirk, in dem sich die Mundbucht und bei den Amnioten das Proamnion anlegt. Bei den Säugetieren wird auf diesem frühesten Stadium des Urmundes zuweilen eine kleine Oeffnung an einer Stelle der zweiblätterigen Embryonalanlage beobachtet (Fig. 568—571, 624b).

Wenn wir vom Amphioxus absehen, geht das erste Stadium des Urmundes bei allen Wirbeltieren sehr früh in ein zweites über, das daran kenntlich ist, daß, ehe noch das Darmdrüsenblatt und die Darmhöhle fertig gebildet ist, sich auch schon das mittlere Keimblatt als geschlossene Tasche anzulegen und dadurch den Gastrulationsprozeß zu komplizieren beginnt. Infolgedessen findet an den Abschnitten der Urmundlippen, welche zu dem am frühesten angelegten Teil neu hinzutreten, jetzt ein Uebergang des äußeren in das mittlere Keimblatt statt. Dies zeigen die Durchschnitte durch den Keim der Elasmobranchier (Fig. 361, 362) oder das Gastrulastadium der Amphibien (Fig. 301, 302, p. 750).

Bei den Amnioten setzt sich das zweite Stadium, das wir auch als zweite Phase der Gastrulation beschrieben haben, von dem ersten schärfer ab, indem sich bei Reptilien Primitivplatte und Mesodermsäckchen, bei Vögeln und Säugetieren Primitivstreifen und Primitivrinne scheinbar außer Zusammenhang mit einer im ersten Stadium der Gastrulation vorausgegangenen Einstülpungsöffnung entwickeln. Sie entwickeln sich an der Stelle der Keimhaut, wo die beiden primären Keimblätter zusammenhängen und die erste Einstülpungsöffnung für gewöhnlich (abgesehen von dem bei einzelnen Säugetierkeimblasen beobachteten Loch und der Delle in der Keimhaut der Reptilien) nicht mehr nachweisbar ist.

An den Rändern des Mesodermsäckchens der Reptilien (Fig. 443 *ul*, 449, 454, 455, 461) und an den Primitivfalten der Vögel (Fig. 495 B, 496 *pf*, 502, 503, 505, 530, 531, 536—539) und der Säugetiere (Fig. 569, 597—599, 604, 605, 628) geht daher, wie an den Urmundlippen der Elasmobranchier, Amphibien etc., wenn sie im zweiten Stadium ihrer Ausbildung stehen, das äußere in das mittlere Keimblatt über.

Am wichtigsten ist die Stelle des Urmundes, wo sich die Naht vollzieht. Sie allein giebt einen bei allen Wirbeltieren vergleichbaren Punkt ab. Bei den Selachiern liegt sie vor der Randkerbe (Fig. 359), später der Incisura neurenterica zwischen den vorspringenden Kaudallappen (Fig. 366, 367). Bei den Teleostiern setzt sie sich gegen ihre Umgebung frühzeitig als ein kleinzelliger Höcker, als Knopf ab (Fig. 381—384). Bei den Amphibien findet sich vor der dorsalen Blastoporuslippe gleichfalls eine wulstförmige Verdickung (Fig. 281 *Bw*, 305, 314), die wie ein Wall die Rückenrinne vom Blastoporus trennt. Bei den Reptilien liegt vor dem Eingang ins Mesodermsäckchen ebenfalls eine verdickte, nach außen etwas vorgewölbte Stelle (Fig. 444, 450); bei Vögeln (Fig. 484,

64*

485 *hk*, 491, 492, 497 *n*, 500, 502 *B*) und Säugetieren (Fig. 592 *pk*, 593 *hk*, 597, 607) ist sie als der HENSEN'sche Knoten beschrieben worden.

Hinter der Nahtstelle tritt bei den Amnioten ein Durchbruch des sekundären Urmundes in die Darmhöhle ein und bildet einen Canalis neurentericus. Der Durchbruch ist notwendig geworden durch die scharfe Sonderung, welche bei den Amnioten zwischen der ersten und zweiten Phase der Gastrulation erfolgt und vorübergehend den Zusammenhang aufgehoben hat, welcher bei den Amnionlosen zwischen innerem und mittlerem Keimblatt und zwischen primärer Darm- und Leibeshöhle besteht. Erst infolge des Durchbruchs, der am Boden des Mesodermsäckchens der Reptilien (Fig. 429, 441, 445—447, 451, 452) und am Chordakanal der Säugetiere (Fig. 609—612, 617) gleich in großer Ausdehnung, ferner am vorderen Ende des Primitivstreifens hinter dem HENSEN'schen Knoten als Canalis neurentericus erfolgt, werden die ursprünglichen Zusammenhänge, wie sie auf bestimmten Phasen der Entwickelung bei den Amnionlosen gefunden werden, auch bei den Amnioten wiederhergestellt. Die Chordaanlage kommt auf diese Weise auch bei ihnen vorübergehend an die Decke des primären Darmes zu liegen und wird auf beiden Seiten von Urdarmlippen eingesäumt, die sich hier infolge des Durchbruchs durch die Verbindung des Darmdrüsenblattes mit dem visceralen Mittelblatt gebildet haben (Fig. 446, 447, 451, 452, 610—613).

An den Canalis neurentericus schließt sich der hintere Teil vom Boden des Mesodermsäckchens der Reptilien und vom Primitivstreifen an, an welchem infolge der abgeänderten Entwickelung der Durchbruch oder die Eröffnnng in den Darm noch nicht erfolgt ist, sich aber später auch noch Schritt für Schritt vollzieht. Denn in demselben Maße, als am HENSEN'schen Knoten die Nahtbildung fortschreitet, gräbt sich nach hinten der Canalis neurentericus in den Boden des Mesodermsäckchens, in die Primitivplatte und in den Primitivstreifen ein und eröffnet in ihnen eine neue Strecke. Der Eröffnung geht eine Verwachsung des Bodens des Mesodermsäckchens und des Primitivstreifens mit dem Darmdrüsenblatt einige Zeit voraus.

Mit dem Worte Randkerbe, Knoten, Canalis neurentericus, Primitivplatte, Primitivstreifen etc. bezeichnen wir also Bildungen des Urmundgebietes, welche in fortschreitender Veränderung oder in Umwandlung begriffen sind. So ist z. B. das Zellenmaterial, aus dem sich der Knoten in einem früheren Stadium zusammensetzt, ein anderes als in einer späteren Zeit. Nach vorn differenziert es sich in Medullarplatte und Chordaanlage, während es von hinten aus der angrenzenden Strecke der Urmundränder durch Nahtbildung wieder ergänzt oder neu aufgebaut wird.

Ebenso bildet sich bei den Amnioten der Canalis neurentericus, während er sich nach vorn schließt, nach hinten neu dadurch, daß die angrenzende Strecke vom Boden des Mesodermsäckchens und des Primitivstreifens durchbrochen wird. (Vergl. hierüber auch das auf p. 933—935 Gesagte.) Bei dieser Umwandlung bleibt eine Verkürzung des Primitivstreifens so lange aus, als er den Verlust durch eigenes Wachstum wieder ausgleichen kann; von einem bestimmten Stadium aber nimmt er an Länge Schritt für Schritt ab und wird endlich durch die Umwandlung in die dorsalen

Achsenorgane aufgebraucht, bis auf den letzten unscheinbaren Rest, der zum After wird[1]. —

Bei den cranioten Wirbeltieren lernten wir ferner den Urmundrand als das Ursprungsgebiet des mittleren Keimblattes kennen, das ihn in einem nach vorn geöffneten Bogen umgiebt. Vorn liegt ja der mehrfach erwähnte, mesodermfreie Bezirk des Keimes. Der peristomale Ursprung des Mesoblasts zeigt die Mesodermbildungsrinne oder die Cölombucht, welche einerseits durch die Urmundlippen, andererseits durch die Darmlippen begrenzt wird. Beim Verschluß des Urmundes wird natürlich auch der vorderste Abschnitt des mittleren Keimblattes in neue Lagebeziehungen gebracht. Er kommt rechts und links von der Naht und später in den aus der Naht sich differenzierenden Körperabschnitt zu liegen. Hier begrenzt er dann die Chordaanlage resp. die Chorda, die sich vom unteren Blatt der verschmolzenen Urmundlippen herleitet.

---

1) Nachtrag. Für die Lehre, daß der Primitivstreifen sich allmählich in den embryonalen Körper umbildet, hat Kopsch wertvolles Beweismaterial auch auf experimentellem Wege beigebracht und in der 1902 erschienenen Abhandlung: „Ueber die Bedeutung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo und über die ihm homologen Teile bei den Embryonen der niederen Wirbeltiere“ zusammengestellt. Lehrreich scheint mir besonders das Experiment, welches durch die Figg. 669, 670 erläutert wird.

Fig. 669.

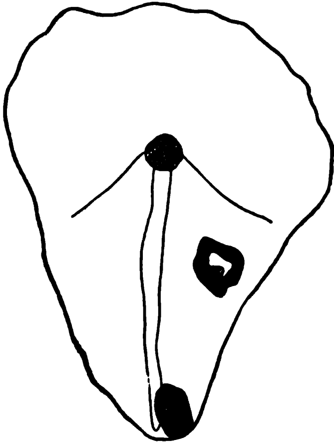


Fig. 670.



Fig. 669. Area pellucida und Primitivstreifen einer 24 Stunden alten Keimscheibe vom Hühnchen mit eingetragenen Operationsstellen (20 : 1). Nach Kopsch (L. K. IV, 1902, Fig. 12).

Fig. 670. 48 Stunden alter Hühnerembryo, der aus der operierten Keimscheibe, die in Fig. 669 abgebildet ist, entstanden ist (20 : 1). Nach Kopsch (L. K. IV, 1902, Fig. 13).

Kopsch hat eine 24 Stunden bebrütete Hühnerkeimscheibe operiert, die einen Primitivstreifen von 2 mm Länge deutlich erkennen ließ (Fig. 669). Er operierte mit Elektroden, die einen Abstand von genau

Wie im offenen Abschnitt des Urmundes, findet sich auch im geschlossenen eine Mesodermbildungsrinne (*), an welcher nach unten die Darmlippe (*dl*) zu beiden Seiten von der Chordaanlage (*ch*) vorspringt (Fig. 254, 307, 311 A, 317, 318, 320, 321, 323, 325, 350 B, 362. 364 B, 446, 447, 448, 611—613, 618, 619).

Von dieser Zeit an kann man mit Rabl am mittleren Keimblatt eine topographische Einteilung in zwei Bezirke vornehmen, einen peristomalen und einen gastralen oder parachordalen. Letzterer wächst fortwährend an Ausdehnung auf Kosten des ersteren, gerade so wie die Achsenorgane aus dem Zellenmaterial des sich schließenden Urmundes an ihrem hinteren Ende an Länge zunehmen.

Bei allen Wirbeltierembryonen stellt der offene Teil des Urmundes, der Canalis neurentericus späterer Stadien, mit seiner Umgebung eine Neubildungszone dar, von welcher aus das Längenwachstum der Wirbeltierembryonen geraume Zeit vor sich geht. Je weiter nach vorn, um so mehr werden die Achsenorgane, Rückenmark, Chorda und die Derivate des mittleren Keimblattes, die Ursegmente, voneinander gesondert und differenziert. Man kann daher bei verschieden alten Embryonen immer in einer vor dem Urmund gelegenen Zone identische Bilder von der Entwickelung der Achsenorgane erhalten.

Die Reihenfolge der Prozesse, die sich von hinten nach vorn zu verschiedenen Zeiten in gleicher Weise abspielen, sind: Die Urmundränder verwachsen in der Nahtstelle, die sich in den einzelnen Wirbeltierklassen in verschiedener Weise, meist als eine kleine knotenartige

---

2 mm hatten. Dieser Abstand wurde absichtlich gewählt, um beim Aufsetzen der einen Elektrode auf das craniale Ende des Primitivstreifens sicher zu sein, daß die andere Elektrode das caudale Ende desselben trifft. Eine dritte Verletzung wurde etwas seitlich vom Primitivstreifen und etwa in seiner Mitte angebracht.

Als nach 24 Stunden abermaliger Bebrütung das Ei zur Untersuchung konserviert wurde, hatte sich der in Fig. 670 abgebildete Embryo entwickelt, der links 12, rechts 13 Ursegmente besaß. Die am vorderen Ende des Primitivstreifens angebrachte Operationsstelle liegt jetzt am Uebergang der primären Augenblase in das Mittelhirn, die hintere findet sich im Gebiet des unsegmentierten Körperabschnittes.

Kopsch schließt aus diesen und anderen Befunden, „daß der größte Teil des Kopfes durch Umwandlung des vordersten Endes des Primitivstreifengebietes entsteht“ (L. K. IV, 1902, p. 1040) Da ferner „der ganze gegliederte und ungegliederte Abschnitt der Embryonalanlage im wesentlichen vor der hinteren Operationsstelle gelegen ist“. folgert er hieraus, „daß diese Teile entstanden sind durch Umbildung des Primitivstreifens, welcher während dieser Umformungsvorgänge an Länge zugenommen hat, wie die erhebliche Längenzunahme der Embryonalanlage zeigt“. Da nun der vordere Teil des Primitivstreifens sich in Teile des Kopfes umgewandelt hat, so muß vom hinteren Teil aus die Bildung des Rumpfes erfolgen.

Das Ergebnis des Experimentes stimmt also vollständig zu der Folgerung, zu welcher mich vergleichende, embryologische Untersuchungen schon 1892 geführt hatten, daß sich das Urmundgebiet, im Bereiche des Kopfes beginnend, durch die ganze Rückengegend des Embryos bis zum Schwanzende erstreckt. —

Verdickung markiert (Knopf der Teleostier, HENSEN'scher Knoten der Amnioten); der peristomale wird zum parachordalen Mesoblast, die peristomale Cölombucht und Darmlippe geht in die parachordale über. Alsdann differenziert sich aus dem Zellenmaterial der Urmundnaht durch Spaltung in horizontaler Richtung die Medullarplatte und die Chordaanlage, erstere aus dem äußeren, letztere aus dem inneren Faltenblatt der Urmundlippe. Vor dieser Region wandelt sich die Medullarplatte zum Rohr um; es krümmt sich die Chordaanlage zur Chordarinne ein und liefert einen Chordastrang, der sich allmählich vom links und rechts angrenzenden, mittleren Keimblatt abtrennt und ins Darmdrüsenblatt eingeschaltet wird (Fig. 256, 268 *ch*, 306, 311 B, C, 319, 364 D, 365, 371, 377, 406, 408). Gleichzeitig schwindet die parachordale Cölombucht, indem sich das mittlere Keimblatt von der Chordaanlage und vom Rand der Darmlippe abschnürt. Zuletzt wird noch die Chorda vom Darm wieder ausgeschaltet und vom Darmdrüsenblatt unterwachsen.

Das mittlere Keimblatt differenziert sich währenddem in die Ursegmentplatten, die sich wieder durch Abschnürung in die einzelnen Ursegmente von vorn nach hinten sondern.

Zum Schluß geht noch aus dem immer kleiner werdenden Urmundgebiet der Schwanz und die Afteranlage hervor.

Unsere Untersuchungen, die sich auf alle Klassen der Wirbeltiere erstrecken, führen uns also zu folgender Gesamtauffassung von der Rolle, welche der Urmund in der Entwickelung der Wirbeltiere spielt:

Was man auf den einzelnen Stadien als Urmund bezeichnet, ist nicht ein und dasselbe unverändert gebliebene Organ; es sind nur verschiedene Strecken eines sich durch Wachstum am hinteren Ende in demselben Maße ergänzenden und erneuernden Organs, als es nach vorn durch Verwachsung und Organdifferenzierung aufgebraucht wird [1]).

Die einzelnen Entwickelungsstadien eines Wirbeltierkeimes zeigen uns immer nur einen kleinen, dem jeweiligen Stadium entsprechenden Abschnitt des Urmundes geöffnet. Wollen wir uns eine Vorstellung von seiner Gesamtausdehnung verschaffen, so müssen wir uns alle die Stellen, wo vom Beginn der ersten Einstülpung an eine Verschmelzung der Urmundränder stattgefunden hat, geöffnet denken. Ist dies geschehen, dann dehnt sich der Urmund vom vorderen Ende der Anlage des Nervensystems und der Chorda dorsalis bis zum After, also durch die ganze spätere Rückengegend des Embryos, in ganzer Länge aus.

Ein derartiger spaltförmiger Urmund, der zugleich auch noch von einem Nervenring eingeschlossen ist, tritt uns in dem Tierreich bei den Anthozoen entgegen. Auch findet er sich auf frühen Entwickelungsstadien vieler Wirbellosen, bei Anneliden, bei Peripatus und Arthropoden, bei welchen er ebenfalls vom Centralnervensystem ringartig umgeben wird. Bei Peripatus nimmt der Urmund die ganze Länge des Rückens ein und ist noch zu einer Zeit geöffnet, wo schon an seinen Rändern zu beiden Seiten des Spaltes eine Anzahl von Ursegmenten entstanden ist.

1) Zu demselben Ergebnis ist KOPSCH durch seine experimentellen Untersuchungen an der Keimhaut der Vögel geführt worden, wenn er bemerkt: „daß das Gebilde, welches wir rein deskriptiv als Primitivstreifen bezeichnen, zu den verschiedenen Zeiten seiner Entwickelung nicht ein und dasselbe Gebilde ist, daß vielmehr von der Zeit der Entstehung des Kopffortsatzes an seine prospektive Bedeutung mehr und mehr eingeschränkt wird" (L. K. IV, 1902, p. 1053).

Inhaltsverzeichnis zu Kapitel III und IV.